

SÉRIE A, N° 1343

N° D'ORDRE :

2212

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Robert ÉCHEVIN

1^{re} THÈSE. — L'AZOTE, LE PHOSPHORE ET LE SOUFRE CHEZ LES PLANTES
LIGNEUSES A FEUILLES CADUQUES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

28 DEC 1931
1931 devant la Commission d'examen.

Président : MM. MOLLIARD

Examineurs { DEREIMS
LAUGIER

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4 RUE DANTE 4

—
1931

SÉRIE A, N° 1343

N° D'ORDRE :

2212

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Robert ÉCHEVIN

1^{re} THÈSE. — L'AZOTE, LE PHOSPHORE ET LE SOUFRE CHEZ LES PLANTES
LIGNEUSES A FEUILLES CADUQUES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

1931 devant la Commission d'examen.

President : MM. MOLLIARD

Examineurs { DEREIMS
LAUGIER

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4 RUE DANTE 4

1931

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyen honoraire.... M. MOLLIARD.

Profess. honoraires.. { H. LE CHATELIER. A. LEDUC.
H. LEBESGUE. E. HEROUARD.
A. FERNBACH.

EMILE PICARD.....	Analyse supérieure et algèbre supér.
E. GOURSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
G. KOENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
P. JANET.....	Electrotechnique générale.
F. WALLERANT.....	Minéralogie.
P. PAINLEVÉ.....	Mécanique anal. et mécanique céleste.
M. CAULLERY.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés)
EMILE BOREL.....	Calcul des probabilités et phys. mathém.
H. ABRAHAM.....	Physique.
M. MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
E. CARTAN.....	Géométrie supérieure.
GABRIEL BERTRAND	Chimie biologique.
JEAN PERRIN.....	Chimie physique.
L. LAPICQUE.....	Physiologie générale.
M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale et radioactivité.
G. URBAIN.....	Chimie générale.
L. MARCHIS.....	Aviation.
E. VESSIOT.....	Théorie des fonct. et th. des transf.
A. COTTON.....	Physique générale.
J. DRACH.....	Application de l'analyse à la géométrie.
CHARLES FABRY....	Physique.
R. LESPIEAU.....	Théories chimiques.
P. PORTIER.....	Physiologie comparée.
CHARLES PÉREZ....	Zoologie.
E. BLAISE.....	Chimie organique.
P.-A. DANGEARD..	Botanique.
RÉMY PERRIER....	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
LÉON BERTRAND...	Géolog. structurale et géolog. appliquée.
E. RABAUD.....	Biologie expérimentale.
G. JULIA.....	Mathématiques générales.
PAUL MONTEL.....	Mécanique rationnelle.
V. AUGER.....	Chimie appliquée.
P. WINTREBERT..	Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSQ.....	Biologie maritime.
EUGÈNE BLOCH....	Physique théorique et phys. céleste.
A. MAILHE.....	Etude des combustibles.
L. LUTAUD.....	Géogr. physique et géol. dynamique.
HENRI VILLAT....	Mécanique des fluides et applications.
CH. JACOB.....	Géologie.
P. PASCAL.....	Chimie minérale.
LÉON BRILLOUIN..	Théories physiques.
E. ESCLANGON....	Astronomie.
H. BENARD.....	Mécanique expérimentale des fluides.
C. MAUGUIN.....	Minéralogie.
L. BLARINGHEM..	Botanique.
E. PÉCHARD.....	Chimie (Ens. P. C. N.).
A. GUILLET.....	Physique.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.
A. MICHEL-LEVY..	Pétrographie.
A. DEREIMS.....	Géologie.
A. DENJOY.....	Calcul diff. et int.
H. MOUTON.....	Chimie physique.
A. DUFOUR.....	Physique (P. C. N.).
L. DUNOYER.....	Optique appliquée.
M. JAVILLIER....	Chimie biologique.
ROBERT-LEVY....	Zoologie.
A. DEBIERNE....	Radioactivité.
E. DARMOIS.....	Physique.
G. BRUHAT.....	Physique.
A. GUILLIERMOND	Botanique (P. C. N.).
F. PICARD.....	Zool. (Ev. êtres org.).
L. JOLEAUD.....	Paléontologie.
M. FRECHET.....	Calcul des probabilités et phys. mathém.
M ^{me} RAMART-LUCAS	Chimie organique.
BEGHIN.....	Méc. théor. des fluides.
FOCH.....	Méc. expér. des fluides.
PAUTHENIER.....	Mécanique des fluides.
VILLEY.....	Méc. phys. et expér.
De BROGLIE.....	Théories physiques.
LABROUSTE.....	Physique du Globe.
FREUNDLER.....	Chimie (P. C. N.).
PRENANT.....	Zoologie.
P. JOB.....	Chimie générale.
CHRETIEN.....	Optique appliquée.

Secrétaire..... A. PACAUD



A MES MAITRES

Au Professeur MOLLIARD

Membre de l'Institut,
Professeur de Physiologie végétale à la Sorbonne.

Hommage de respectueuse reconnaissance.

Monsieur R. COMBES

Maître de Conférences à la Sorbonne.

En témoignage de sincère affection.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

L'AZOTE, LE PHOSPHORE ET LE SOUFRE

CHEZ LES PLANTES LIGNEUSES

A FEUILLES CADUQUES

INTRODUCTION

Au printemps et à l'automne, les divers organes des plantes ligneuses vivaces sont le siège de transformations chimiques d'une particulière intensité, en rapport avec l'apparition et la chute des feuilles. Jusque dans ces dernières années, ces phénomènes de simplifications et de synthèses ont été surtout étudiés dans les feuilles, au moment du jaunissement automnal. R. COMBES (77) a fait remarquer que l'analyse des feuilles était insuffisante, à elle seule, pour faire connaître exactement l'importance des échanges s'effectuant entre l'appareil foliaire et les organes vivaces ; dans une série de recherches récentes, ce physiologiste s'est adressé à une méthode plus rationnelle, consistant à analyser, dans leur totalité, les différents organes des jeunes plantes ligneuses ; les résultats qu'il a obtenus lui ont permis d'établir le bilan des substances azotées dans la plante entière, de préciser la nature des échanges d'azote s'effectuant entre chaque organe au cours du développement annuel. En particulier, il a pu montrer nettement l'existence d'une migration automnale de l'azote des feuilles vers les organes vivaces.

Au cours de notre travail, nous exposerons d'abord les recherches que nous avons effectuées en vue de préciser la marche et l'intensité de cette migration automnale de l'azote,

les rapports qui existent entre ce phénomène et le jaunissement des feuilles.

Par l'analyse de jeunes plants entiers de Hêtre, nous avons, ensuite, étudié les variations quantitatives et qualitatives de deux éléments minéraux des tissus : le phosphore et le soufre, et nous avons comparé l'évolution de ces deux éléments à celle de l'azote.

Le dosage du phosphore et du soufre dans les tissus végétaux présente de nombreuses difficultés ; aussi avons-nous insisté assez longuement sur la mise au point et la vérification des techniques que nous avons utilisées.

Le présent travail comprend les divisions suivantes :

1° Historique.

2° Marche de la migration automnale de l'azote des feuilles chez les plantes ligneuses à feuilles caduques.

3° Le dosage du soufre et du phosphore dans les tissus végétaux. Contrôle des méthodes employées.

4° Variations quantitatives et qualitatives des substances phosphorées dans les organes du Hêtre, au cours du cycle annuel du développement.

5° Variations quantitatives et qualitatives des substances sulfurées dans les organes du Hêtre, au cours du cycle annuel de développement.

6° Conclusions.

Au début de cet exposé, nous sommes heureux d'exprimer à M. le Professeur MOLLIARD notre respectueuse reconnaissance pour la bienveillance qu'il nous a toujours témoignée et pour l'aide scientifique et matérielle qu'il nous a accordée dans son laboratoire.

Que M. R. COMBES, Maître de Conférences à la Sorbonne, veuille bien trouver ici le témoignage de notre gratitude pour ses conseils éclairés et pour sa sollicitude affectueuse.

Nous adressons également nos remerciements au Directeur adjoint du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau M. MICHEL-DURAND. Il nous a réservé le meilleur accueil et toutes les ressources de son laboratoire ont été mises à notre disposition.

M. A. CRÉPIN, Assistant au laboratoire de Physiologie végétale à la Sorbonne, a été pour nous un ami et un collaborateur dont les encouragements ne nous ont jamais manqué. Nous le remercions très vivement.

Nous adressons l'expression de notre reconnaissance au Conseil de la Faculté des Sciences, au Conseil technique de la Caisse des Recherches scientifiques, qui nous attribuèrent une bourse Commercey et une subvention, grâce auxquelles nous avons pu entreprendre et terminer ce travail.

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE

I. — VARIATIONS DES SUBSTANCES MINÉRALES DANS LES ORGANES DES PLANTES VIVACES AU COURS DE LA VÉGÉTATION

Les plus anciennes analyses de feuilles et de rameaux récoltés à des périodes différentes de la végétation, ont été effectuées par E. STAFFEL (132). Cet auteur dosa le phosphore, le potassium et le calcium dans des feuilles de *Juglans regia* et *Æsculus Hippocastanum*, cueillies au début de l'automne et au mois de mai de l'année suivante ; les trois substances se rencontrent en plus grande quantité dans les feuilles d'août et de septembre que dans celles qui ont été récoltées en mai ; l'augmentation du printemps à l'automne, nette pour le phosphore, est surtout très accusée pour le calcium et le potassium. Ces résultats sont en désaccord avec ceux des travaux postérieurs qui montrent que les feuilles en voie de jaunissement subissent très généralement une perte de phosphore et de potassium attribuée le plus souvent à une migration de ces substances des feuilles vers les organes vivaces. Les dosages effectués par STAFFEL sur des rameaux jeunes et âgés ne permettent pas non plus de conclure en faveur d'une migration. Ce travail ne peut, en réalité, nous apporter aucun renseignement exact sur les variations des matières minérales considérées, le nombre de récoltes effectuées étant insuffisant ; d'ailleurs il est impossible de comparer des feuilles de l'automne à celles du mois de mai qui n'ont pas terminé leur croissance. Nous aurions passé sous silence les résultats de STAFFEL si WEHMER (142) ne les avait utilisés pour étayer sa critique, d'ailleurs fort justifiée à d'autres points de vue, qu'il opposa à la théorie de la migration automnale.

L. GARREAU (92) détermine la teneur en cendre totale d'un même nombre de feuilles appartenant à 17 espèces d'arbres ou d'arbrisseaux à feuilles non persistantes, récoltées à quatre périodes différentes de l'année, depuis l'épanouissement des bourgeons jusqu'au 30 septembre; il observe une augmentation continue de la cendre totale chez toutes les espèces, mais il ne donne aucune indication sur les variations des différents constituants de la cendre.

F. NOBBE, HAHNLEIN et COUNCLER (108) déterminent la composition en matière minérale des feuilles jaunes appartenant à de très jeunes *Alnus glutinosa*, cultivés sur milieu liquide; se basant sur leur richesse en cendre et en acide phosphorique, les auteurs sont amenés à rejeter l'hypothèse d'une migration automnale. C. COUNCLER (84) reprend la question vingt ans plus tard en analysant, d'une part les feuilles jaunes de quelques jeunes plants d'*Acer Negundo* cultivés sur milieu liquide, d'autre part des feuilles de la même espèce cultivée sur sol; les résultats sont rapportés à 100 parties de cendre. Les feuilles appartenant aux premières cultures se sont montrées beaucoup plus riches en potassium, en phosphore et en soufre et beaucoup moins riches en calcium et en silicium que les feuilles des secondes cultures; COUNCLER conteste qu'il se produise une migration de substance des feuilles vers les tiges et les racines, en s'appuyant sur la teneur élevée en potassium et en phosphore des feuilles d'*Acer* développés en culture liquide. SWART (134) fait remarquer avec raison qu'on ne peut attribuer une grande importance aux conclusions de ces physiologistes, car il n'est pas impossible que les conditions de croissance en milieu liquide déterminent des modifications assez importantes dans les réactions métaboliques dont les tissus sont le siège. Au cours de recherches récentes, R. COMBES (78) a mis en évidence des faits qui parlent nettement en faveur de cette opinion; il a constaté que les feuilles de jeunes arbustes croissant en milieu liquide perdent beaucoup moins d'azote au cours du jaunissement que celles qui appartiennent à des individus développés normalement sur le sol. Il pourrait en être ainsi pour certaines substances minérales, et en particulier pour le phosphore dont les variations dans les feuilles jaunes, ainsi que nous

le montrerons dans un chapitre suivant, suivent une marche sensiblement parallèle à celles de l'azote. Il en résulte qu'on ne peut pas comparer, comme l'ont fait ces auteurs, des analyses de feuilles récoltées sur des arbustes développés en culture liquide aux analyses de feuilles qui appartiennent à des cultures normales. Au lieu de les analyser à un seul stade de développement, au moment de la chute, ils auraient dû envisager, pour avoir deux termes de comparaison satisfaisants, les feuilles développées sur milieu liquide, avant et après le jaunissement; ils auraient probablement constaté une diminution de phosphore dans les feuilles jaunes. Le travail de COUNCLER a également été utilisé par WEHMER (142) pour critiquer la théorie de la migration automnale des substances des feuilles vers les organes vivaces. WEHMER remarqua que, seuls, les deux constituants principaux de la cendre des feuilles normales, le calcium et le silicium, arrivent à faire presque complètement défaut dans les feuilles d'*Acer* cultivés sur milieu liquide; les autres constituants, en particulier le phosphore, le potassium et le soufre, ne diminuent pas en quantité absolue, aussi leur proportion dans la cendre totale augmente considérablement. C'est bien ce qui a été observé par COUNCLER dans les feuilles jaunes, mais cette augmentation n'est qu'apparente. WEHMER ajoute que tous les travaux entrepris sur l'étude des migrations comportent cette cause d'erreur: les résultats d'analyses ayant été rapportés à 100 parties de substance sèche ou de cendre, le taux d'un élément donné peut donc présenter des variations fictives dues à l'augmentation ou à la diminution des autres composants.

La critique de WEHMER ébranla la théorie de la migration automnale, elle détermina les physiologistes à interpréter leurs résultats d'analyses d'une manière plus rationnelle: au lieu d'exprimer des résultats relatifs, ils s'efforcèrent de suivre les variations absolues des éléments considérés.

J. SACHS (122) ne s'est pas spécialement occupé des variations des substances minérales; son mémoire présente cependant une grande importance pour notre sujet; c'est à SACHS que l'on doit l'hypothèse de la migration des constituants de la feuille vers les organes perennants, au cours du jaunissement autom-

nal. D'après cet auteur, les feuilles jaunissantes, quelque temps avant leur chute à l'automne, sont le siège d'une activité physiologique particulière aboutissant à l'évacuation des constituants nutritifs des tissus foliaires vers les organes vivaces ; il admettait que la feuille qui tombe à terre ne renferme qu'une charpente cellulaire vidée de son contenu. Nous avons déjà signalé (88) l'impossibilité d'une évacuation aussi complète ; mais il reste à SACHS le mérite d'avoir posé la question des migrations, et d'avoir ainsi engagé les chercheurs dans une voie qui les conduisit à la découverte de faits propres à la nutrition des arbres. Son opinion, d'ailleurs, ne s'appuyait que sur l'examen microscopique des feuilles à différents stades de jaunissement et uniquement sur la disparition de l'amidon et de la chlorophylle ; mais dans son esprit, les autres éléments nutritifs entrant dans la composition des tissus foliaires, en particulier les matières minérales, se comportent plus ou moins comme l'amidon et la chlorophylle, et diffusent vers les organes axiaux avant la chute des feuilles. Nous verrons, au moins en ce qui concerne l'azote, que les travaux les plus récents ont confirmé partiellement les idées émises par SACHS.

PH. ZÖLLER (143) analyse des feuilles de Hêtre, desséchées, mortes sur l'arbre ; il constate qu'elles présentent une teneur en potassium et en phosphore remarquablement peu élevée et que, par contre, elles sont très riches en calcium et en silicium. Il est impossible de tenir compte de ces résultats, la diminution observée pour le phosphore et le potassium dans les feuilles mortes pouvant fort bien être due à un entraînement de sels solubles par les précipitations atmosphériques. L'année suivante, ZÖLLER récolte des feuilles du même arbre, à trois périodes différentes de leur développement ; l'auteur ne communique que des quantités relatives, c'est-à-dire rapportées à 100 g. de substance sèche ou de cendre totale, mais il indique le nombre de feuilles sur lequel ont porté ses analyses ; c'est ce qui a permis à N. SWART (134), qui a publié une excellente mise au point de la question de la migration automnale, de calculer les quantités absolues correspondantes que nous indiquons ci-dessous :

	1.000 feuilles renferment en g. d'après P. ZÖLLER		
	16 maj	18 juillet	15 octobre
P ² O ⁵	0,501	0,455	0,415
K ² O	0,620	0,943	0,579
SiO ²	0,035	1,167	2,467
CaO	0,204	2,372	4,062

Du 18 juillet, époque à laquelle les feuilles ont cessé de s'accroître, au 15 octobre, la diminution du phosphore est faible, celle du potassium est plus accusée; le calcium et le silicium augmentent beaucoup, ces deux substances variant sensiblement, de juillet à octobre, dans le rapport de 1 à 2; en ce qui concerne le calcium, nous devons noter que le Hêtre de ZÖLLER végétait sur un terrain très fortement calcaire. Il est d'ailleurs impossible d'établir ici une relation nette entre ces variations et le jaunissement des feuilles, celles du 15 octobre étant encore vertes.

Les analyses de R. WEBER (141) ont été effectuées sur des feuilles de Mélèze, recueillies le 15 octobre et le 25 novembre, les dernières ayant été récoltées après la chute; les matériaux ne proviennent pas du même arbre et l'auteur n'indique que des valeurs relatives, calculées par rapport à 100 parties de cendre totale; on doit cependant noter, pour les feuilles de la dernière récolte, une diminution considérable du phosphore (de 23,7 p. 100 à 3,74 p. 100), du potassium (de 23,53 p. 100 à 4,57 p. 100); le calcium augmente de 14,65 p. 100 à 21,98 p. 100, le silicium de 21,66 p. 100 à 57,02 p. 100.

G. KRAUSS (98) étudie parallèlement la composition chimique des feuilles de *Syringa*, *Cornus Mas* et *Aesculus Hippocastanum*, jaunies normalement à l'automne et celle de feuilles des mêmes espèces, jaunies et mortes accidentellement en été par suite de sécheresse trop prolongée; ses résultats n'intéressent pas directement notre sujet, mais notons que l'auteur se rallie à l'hypothèse de SACHS et admet que les glucides, l'azote, le phosphore et le potassium émigrent, en automne, des feuilles vers la tige.

L. RISZMÜLLER (120) recueille des feuilles sur le Hêtre qui fournit le matériel étudié par son maître ZÖLLER; il effectue sept récoltes du 7 mai au 18 novembre.

	100 feuilles de Hêtre contiennent en g. d'après RISZMÜLLER				
	14 juillet	11 août	11 sept.	27 oct.	18 nov.
Acide phosphorique	0,56	0,66	0,45	0,36	0,14
Potasse	1,28	1,19	1,14	0,87	0,74
Soude	0,04	0,10	0,12	0,17	0,17
Calcaire	3,02	3,90	3,26	3,57	4,21
Silice	1,76	2,33	1,97	2,55	2,96
Magnésie	0,99	1,02	0,88	0,79	0,91

Nous voyons, d'après ces résultats, qu'à partir de juillet, le phosphore et le potassium diminuent d'une manière constante tandis que le sodium, le calcium, le silicium et le magnésium augmentent presque régulièrement. L'auteur remarque que le phénomène d'évacuation du potassium et du phosphore se produit avec une intensité particulière à l'époque du jaunissement, et qu'à ce moment « les constituants solubles de la feuille émigrent presque complètement vers les organes vivaces ». Nous ajouterons que WEHMER a critiqué ces résultats au moins en ce qui concerne la dernière récolte du 18 novembre, pour laquelle il signale la possibilité d'un entraînement de sels solubles par lixiviation, les feuilles étant mortes et desséchées sur l'arbre.

G. SCHROEDER (123) dose les différents composants de la cendre sur des feuilles de l'année d'un jeune *Pinus*, sur des feuilles de plus d'un an et enfin sur des feuilles qui sont encore fixées à l'arbre, mais complètement décolorées et mortes. On peut, par conséquent, tirer des conclusions sur la disparition des différents éléments dans la dernière période de la vie des feuilles, mais l'auteur n'indique pas exactement le degré de jaunissement; les analyses sont rapportées à la substance sèche en même temps qu'au même nombre de feuilles. Pour la première fois nous rencontrons dans ce travail des indications sur les variations du soufre; tous les éléments minéraux de la cendre,

sauf le soufre et le silicium, diminuent plus ou moins fortement de la deuxième à la troisième récolte, la diminution est surtout importante pour le phosphore dont la quantité passe de 2 g. 41 à 0 g. 50, pour le potassium : de 4 g. 17 à 1 g. 21 ; le calcium diminue sensiblement ; quant au soufre et au phosphore, ils augmentent respectivement de 0 g. 48 à 0 g. 83, de 1 g. 10 à 2 g. 29.

L. DULK (86) suit les variations des différents constituants minéraux des feuilles d'un jeune Hêtre ne portant point de fruits, depuis le 26 mai jusqu'au 7 novembre, en effectuant ses récoltes à un mois d'intervalle environ. Tous les résultats d'analyse que nous reproduisons ci-dessous sont rapportés à 1.000 feuilles.

	1.000 feuilles contiennent en g. d'après DULK						
	26 mai	26 juin	26 juill.	25 août	26 sept	26 oct.	7 nov.
Acide phosphorique.	0,33	0,23	0,29	0,39	0,32	0,44	0,33
Potasse.	0,51	0,59	0,64	0,87	0,70	0,80	0,56
Calcaire	0,42	0,59	0,88	1,11	0,90	0,99	0,94
Silice	0,09	0,22	0,46	0,74	0,61	0,64	0,64
Magnésie	0,10	0,13	0,20	0,20	0,14	0,15	0,12

Après avoir atteint un maximum en août, toutes les substances diminuent en septembre, puis présentent un second maximum en octobre ; dans la période comprise entre le 26 octobre et le 7 novembre, c'est-à-dire, pendant le jaunissement des feuilles, il se produit une diminution brusque de tous les éléments minéraux. Ces résultats sont donc complètement différents de ceux qui ont été obtenus sur la même espèce par RISZ-MÜLLER. DULK attribue la diminution des substances minérales en septembre à la température rigoureuse qui a sévi à cette époque ; on sait, au contraire, que les abaissements de la température sont corrélatifs d'une accumulation de substances solubles dans les tissus. Signalons en outre que le Hêtre de DULK se développait sur un sol peu calcaire, riche en potassium et en phosphore, très différent par conséquent du sol sur lequel

poussait le Hêtre dont les feuilles furent analysées par ZÖLLER et RISZMÜLLER ; cette circonstance pourrait expliquer la différence de concentration en calcium observée dans les feuilles de chacun des deux hêtres.

P. FLICHE et L. GRANDEAU (89) ont dosé les différents composants de la cendre des feuilles de *Robinia*, *Betula*, *Castanea*, *Prunus avium*, récoltées à trois ou quatre stades de développement ; ils constatent que la proportion de cendre augmente continuellement du début à la fin de la végétation. Ces deux auteurs sont amenés à classer les différents constituants minéraux en trois catégories :

1° ceux qui diminuent du printemps à l'automne : potassium, phosphore, soufre ;

2° ceux qui augmentent pendant la même période : calcium, silicium, fer ;

3° ceux dont le comportement est variable : magnésium, sodium, manganèse.

En fait, les résultats qu'ils ont obtenus, rapportés à la matière fraîche, montrent que les substances du premier groupe diminuent dans les quatre espèces mais que, pour le soufre, la baisse est moins accusée, d'autant moins, ajoutent les auteurs, que ces résultats ne représentent point la quantité réelle de soufre contenue dans les différentes feuilles analysées, puisqu'une partie de celui-ci disparaît au cours de l'incinération des feuilles sous forme de produits volatils.

J. HANAMANN (94) fait porter ses recherches sur une plante herbacée vivace, le Houblon ; il analyse les feuilles et les tiges de 10 plantes mais ne donne aucun renseignement sur l'état des feuilles récoltées en décembre ; en quantité absolue le phosphore, le potassium et le magnésium diminuent dans les feuilles de la première à la seconde récolte ; ces substances diminuent également dans les tiges pendant la même période, de sorte qu'il est difficile de conclure, avec les auteurs, à une migration vers les organes pérennants. Le calcium et le silicium augmentent dans les feuilles et diminuent dans les tiges de décembre.

J. PASZLER (110) effectue ses dosages sur des feuilles et des rameaux de Chêne recueillis à un mois d'intervalle environ du

28 mai au 4 novembre ; dans l'ensemble, six récoltes sont effectuées, mais chacune d'elles sur un Chêne différent ; dans ces conditions, et bien que l'auteur indique que tous les arbres étaient aussi comparables que possible, surtout en ce qui concerne l'éclairement, on peut craindre que les différences individuelles ne permettent pas de comparer les résultats obtenus : ces résultats sont rapportés à 100 parties de cendre totale. Pour la première fois dans les travaux de ce genre, l'auteur tient compte de la surface moyenne des feuilles analysées, qu'il détermine indirectement aux différents stades de développement ; c'est ce qui a permis à SWART (134) de reprendre les résultats de PASZLER et de calculer la quantité de chaque substance minérale contenue dans 1.000 centimètres carrés de surface foliaire.

	1.000 cm ² de surface foliaire (Chêne) contiennent en g. d'après PASZLER				
	2 juillet	1 ^{er} août	2 sept.	1 ^{er} octobre	4 nov.
Acide phosphorique	24	20	19	23	10
Potasse	60	80	81	61	13
Acide sulfurique	10	13	15	16	19
Magnésie	25	29	30	54	37

Les feuilles du 4 novembre étaient mortes et tombées pour la plupart ; les nombres obtenus pour cette récolte ne doivent donc être acceptés qu'avec réserve. On peut constater qu'à partir du 1^{er} août et jusqu'au 4 novembre, le phosphore et le potassium diminuent tandis que le soufre et le magnésium augmentent.

La méthode utilisée par E. RAMANN (112) marque un progrès très net sur celle de la plupart de ses prédécesseurs ; il rapporte ses résultats à la surface foliaire, déterminée directement en dessinant le contour des feuilles sur le papier. Il analyse des feuilles de Hêtre, à sept stades différents de développement ; malheureusement ses récoltes sont interrompues déjà à la date du 27 septembre, c'est-à-dire longtemps avant le jaunissement ; jusqu'à cette époque il n'observe aucune diminution des différents constituants de la feuille ; l'auteur en con-

clut que la migration, si elle a lieu, ne se produit que plus tard, à la mort des feuilles. Il est ainsi amené à analyser des feuilles de Hêtre, de Chêne, de Charme, de Noisetier. Sur chaque arbre, il prélève, le même jour, un lot de feuilles brunes et un lot de feuilles jaunes. Remarquons que ces feuilles ne sont pas comparables, leur pigmentation inégale correspond à des âges différents; d'autre part, dans cette seconde série d'analyses, RAMANN renonce à la détermination des surfaces et donne ses résultats en pourcentage de la substance sèche; il observe une diminution du phosphore et, dans la plupart des cas, du potassium; il conclut à une migration de ces substances vers la tige.

Plus tard, E. RAMANN (113) entreprend des recherches analogues sur les feuilles de Chêne, de Bouleau, d'Erable et de Robinier; chez toutes ces espèces le phosphore diminue en quantité relative dans les feuilles jaunes; le potassium ne baisse que dans certains cas; le calcium et le silicium augmentent.

L'étude de G. TUCKER et B. TOLLENS (137) renferme toutes les indications nécessaires à la critique des résultats. Les analyses ont été effectuées sur les feuilles de *Platanus occidentalis* récoltées à des intervalles de trois semaines environ, depuis le début de l'été jusqu'à la mort des feuilles en automne. Les quantités de cendre totale ainsi que celles de ses principaux constituants, ont été exprimées en valeur absolue, c'est-à-dire rapportées à un même nombre de feuilles choisies de telle sorte qu'elles présentaient des surfaces égales calculées au planimètre. Nous indiquons dans le tableau ci-dessous les résultats concernant les principaux composants de la cendre.

	5.000 cm ² de surface foliaire renferment en g. d'après TUCKER et TOLLENS					
	15 juil.	22 août	7 sept.	8 oct.	24 oct.	5 nov.
P ² O ⁵	0,19	0,18	0,19	0,14	0,09	0,07
K ² O	0,32	0,31	0,33	0,24	0,17	0,12
Na ² O	0,06	0,06	0,09	0,04	0,04	0,03
CaO	0,88	1,13	1,33	1,45	1,41	1,23
SiO ²	0,29	0,43	0,51	0,61	0,66	0,50
MgO	0,11	0,12	0,10	0,11	0,09	0,09
SO ³	0,35	0,46	0,57	0,65	0,63	0,62

Toutes les substances diminuent dans la période du jaunissement, surtout le phosphore et le potassium ; les feuilles analysées ont toutes été cueillies sur les bases des rameaux ; une récolte de feuilles situées sur le sommet des rameaux, a été effectuée le 9 novembre ; celles-ci se sont montrées beaucoup plus riches que les précédentes en potassium, en phosphore et en azote ; la diminution de ces trois substances observée dans les feuilles de la base s'expliquerait, d'après les auteurs, par une migration vers les feuilles du sommet, et ils rejettent l'hypothèse d'une accumulation dans la tige. Il est impossible d'admettre cette interprétation, les différences constatées entre les feuilles de la base et celles du sommet des rameaux sont dues à ce que ces feuilles ne sont pas au même stade de développement ; elles ne sont pas comparables, les unes étant plus âgées que les autres. Cette interprétation s'oppose d'ailleurs complètement aux résultats récents obtenus par R. COMBES (77) qui a montré une accumulation très nette de l'azote, à l'automne, dans la tige du Hêtre ; nous montrerons, d'ailleurs, que le phosphore, émigre des feuilles jaunes et vient également s'accumuler dans la tige.

Pour répondre à l'objection de WEHMER concernant l'entraînement, possible par les précipitations atmosphériques, des principales substances solubles contenues dans les feuilles jaunes, TUCKER et TOLLENS utilisèrent une toile imperméable mobile pouvant être amenée rapidement au-dessus de quelques-unes des branches de l'arbre sur lequel toutes leurs récoltes furent effectuées. Cet appareil fonctionna du 8 octobre au 9 novembre ; il était mis en place du coucher au lever du soleil ; il n'était utilisé que pendant la durée des averses ; cette disposition, très efficace contre la pluie, ne préserva pas les feuilles des brouillards et des rosées. Les analyses de feuilles ainsi abritées, comparées aux précédentes, montrèrent qu'aucune substance soluble n'était entraînée par les eaux de pluie.

C. FRUWIRTH et W. ZIELSTORFF (91) analysèrent les feuilles, les tiges et les racines de deux lots constitués par trois plants de Houblon, récoltés respectivement en août et octobre, pour étudier l'influence de l'écimage sur les migrations automnales. Les feuilles d'août se sont montrées moins riches en phosphore

et en potassium que les feuilles d'octobre ; on aurait pu conclure en faveur d'une migration si les tiges d'octobre avaient été plus riches en ces deux substances que celles qui furent récoltées en août, mais c'est exactement le contraire qui a lieu. Ici, il est évident que le nombre de plants utilisés pour chaque analyse est beaucoup trop faible pour masquer les différences individuelles.

G. ANDRÉ (67) s'adresse à l'*Æsculus Hippocastanum* pour étudier les variations des matières minérales et organiques depuis le moment où le rameau feuillé a terminé son élongation jusqu'à la chute de ses feuilles ; les analyses ont été effectuées à quatre périodes différentes de la même année : 29 juillet, 11 septembre, 14 octobre, 16 novembre. Nous reproduisons ci-dessous les résultats exprimés en g., obtenus par l'analyse de 100 rameaux et de leurs feuilles, concernant les trois dernières récoltes :

	11 septembre		14 octobre		16 nov.
	Rameaux	Feuilles	Rameaux	Feuilles	Rameaux
Substance sèche . . .	330,80	1.271,10	303,00	1.410,50	329,80
PO ⁴ H ³	1,79	6,23	1,85	7,33	2,04
K ² O	2,25	14,24	2,57	13,40	2,67
SiO ²	0,16	18,81	0,08	18,19	0,06
CaO	6,55	39,78	5,94	51,20	5,80

L'auteur ne donne aucun renseignement sur l'état de jaunissement des feuilles. Il conclut à une migration du potassium et du phosphore des feuilles vers les tiges, à une accumulation du silicium et du calcium dans les feuilles de septembre à octobre. En ce qui concerne le phosphore, cette conclusion n'est aucunement justifiée puisque, en valeur absolue, la quantité d'acide phosphorique passe de 6 g. 23 dans les feuilles de septembre à 7 g. 33 dans celles d'octobre.

G. ANDRÉ (69) effectue des recherches analogues sur le *Castanea vulgaris* ; il détermine les quantités d'acide phosphorique contenues dans la substance sèche des feuilles récoltées

successivement le 13 mai, le 12 juin, le 15 juillet, le 17 août, le 21 septembre et obtient les nombres suivants : 1 g. 22, 0 g. 93, 0 g. 61, 0 g. 81, 0 g. 76, 0 g. 74 ; on observe, ici, une diminution presque continue de la proportion de phosphore de la première à la dernière récolte.

Dans un travail ultérieur, G. ANDRÉ (70) a suivi les variations des matières minérales dans des rameaux feuillés de Châtaignier, du 18 mai au 8 octobre. Toutes les récoltes ont été faites sur des branches de quatre ans appartenant à un même arbre ; à chaque prélèvement, des rameaux de même longueur sont récoltés en nombre égal ; ils mesuraient plusieurs décimètres à la fin de l'expérience et portaient, chacun, 13 à 14 feuilles. Les résultats ci-dessous, exprimés en g., indiquent, pour les trois dernières récoltes, les quantités de matières minérales contenues dans 100 rameaux et dans les feuilles adhérentes :

	15 juillet		29 août		8 octobre	
	Rameaux	Feuilles	Rameaux	Feuilles	Rameaux	Feuilles
Substance sèche .	254,33	808,66	354,50	873,00	478,50	956,00
PO ⁴ H ³	0,79	3,88	0,78	4,45	1,20	3,73
K ² O	1,17	6,71	0,92	7,07	1,29	8,41
CaO	3,25	12,45	8,54	21,82	11,20	25,81
NaO	0,43	2,51	0,67	2,88	0,91	3,15
SO ³	0,23	4,37	0,71	4,89	0,72	6,12

L'auteur signale qu'à la date du 8 octobre, les feuilles commençaient à jaunir sur le bord du limbe ; des récoltes postérieures de rameaux à feuilles entièrement jaunes auraient été d'un grand intérêt. D'août à octobre, on observe une faible diminution du phosphore dans les feuilles et une augmentation dans les rameaux. En ce qui concerne le potassium, le magnésium et le soufre, il ne peut pas être question de migration puisque l'on constate un enrichissement simultané des feuilles et des rameaux. Le calcium augmente considérablement et d'une manière continue dans les deux organes. Que conclure de ces résultats ? Pour le phosphore on pourrait admettre qu'il émigre des feuilles vers le rameau, bien que les variations

soient faibles par rapport aux analyses de feuilles que nous avons examinées dans ce qui précède ; le phénomène aurait été plus net, probablement, si des récoltes plus tardives avaient été effectuées. Mais on peut objecter, ainsi que l'a fait R. COMBES (77) à propos de l'azote dont les variations ont été également suivies par G. ANDRÉ, que l'accumulation d'une substance quelconque dans le rameau jeune de l'année n'est pas nécessairement la conséquence d'un passage de cette substance des feuilles vers le rameau, car cette augmentation peut fort bien être causée par un apport du tronc ; c'est ce qui a lieu vraisemblablement pour le potassium, le calcium, le magnésium et le soufre, dont on constate une accumulation à la fois dans les feuilles et dans les rameaux. En ce qui concerne leur activité métabolique, les rameaux jeunes ne peuvent d'ailleurs pas être comparés au reste du tronc.

Le travail de J. SESSL (128) aurait pu fournir des renseignements exacts sur les variations des constituants les plus importants des tissus foliaires, ses analyses ayant été effectuées à des intervalles très rapprochés (14 jours environ) sur les feuilles et les tiges d'une plante annuelle *Polygonum sachalinense*. Malheureusement, l'auteur ne donne que des quantités relatives sans même indiquer les variations de poids subies par la substance sèche. Le phosphore et le potassium augmentent jusqu'en juin pour diminuer ensuite jusqu'à la fin de la végétation ; le soufre et le magnésium ne subissent que de très faibles variations ; le calcium augmente dans des proportions assez considérables.

Les recherches de J. MOHR (103), effectuées également sur une plante annuelle, ont été entreprises pour un but très différent du nôtre ; l'auteur s'est proposé de suivre les variations de composition chimique de la feuille de Tabac, selon que la dessiccation s'effectue sur le rameau ou après la récolte. Il prélève une moitié de feuille, l'autre moitié restant sur la plante ; deux lots de demi-feuilles sont ainsi constitués et analysés après dessiccation ; les résultats sont rapportés au même nombre de feuilles et à la même unité de surface foliaire ; les demi-feuilles, demeurées en place, renferment 40 p. 100 de phosphore, 20 p. 100 de potassium, 11 p. 100 de soufre en moins

que les demi-feuilles mises à sécher isolément. L'auteur en conclut que toutes ces substances ont émigré des feuilles vers la tige; le calcium et le magnésium ne varient pas. Nous rappellerons que R. COMBES (79-80) a reconnu récemment que la méthode des demi-feuilles comporte une importante cause d'erreur, due au traumatisme; les résultats de MOHR ne doivent donc être acceptés qu'avec réserve.

E. STAHL (133) étudie les feuilles d'*Evonymus japonicus*. Pour chaque analyse, il prélève dans le limbe le même nombre de rondelles représentant des surfaces foliaires rigoureusement identiques; ce procédé est beaucoup plus rapide et simple que celui qui consiste à évaluer la surface à l'aide du planimètre ou par le tracé des contours. Des analyses de feuilles vertes et de feuilles jaunes lui fournissent les résultats suivants en ce qui concerne la cendre et ses principaux constituants.

	Un m ² de surface foliaire d' <i>E. j.</i> contient (en mg.) d'après STAHL et ZAPPE	
	Feuilles vertes	Feuilles jaunes
Cendre	1.069	1.317
P ² O ⁵	32	22
K ² O	112	90
MgO	42	44
SO ³	75	133
CaO	782	990
SiO ²	7	1

Le phosphore, le potassium, le silicium se rencontrent dans les feuilles jaunes en moins grande quantité que dans les feuilles vertes; c'est l'inverse pour le magnésium, le soufre et le calcium.

B. SCHULTZE et J. SCHÜTZ (126) étudièrent l'influence de la lumière du jour sur la formation et la migration des substances, au cours de la vie des feuilles, du printemps à l'automne; ils dosèrent les différentes formes d'azote (albuminoïde, soluble, aminé), les glucides divers, le phosphore et le potassium. Leurs récoltes furent effectuées en mai, juin, juillet, août, sep-

tembre, sur deux exemplaires d'*Acer Negundo* approximativement de même âge ; à chaque récolte, deux lots de 200 feuilles ont été recueillis, l'un le matin, l'autre le soir ; la comparaison des analyses effectuées sur les feuilles du matin ou sur celles du soir nous montre que le phosphore diminue régulièrement, en quantité absolue, de mai à septembre ; le potassium diminue de juillet à août et augmente ensuite jusqu'au 25 septembre, époque à laquelle 80 p. 100 des feuilles étaient jaunes et commençaient à tomber.

L. RICHTER (116) suit les variations des principaux constituants des feuilles appartenant à diverses espèces d'arbres fruitiers, depuis le mois de mai jusqu'au jaunissement. Les analyses, poursuivies pendant deux années consécutives, fournissent des résultats contradictoires que l'auteur attribue à des différences dans les conditions météorologiques mais qui pourraient être expliqués par les échanges de substances qui se produisent entre les feuilles et les fruits.

Les travaux que nous avons examinés jusqu'ici ont porté sur des feuilles seules ou sur des rameaux feuillés, rarement sur les divers organes d'une plante entière. Le premier, H. BAUER entreprit une série de recherches sur l'absorption et les migrations de substances dans les différents organes de jeunes plantes forestières. On conçoit le grand intérêt des analyses de plantes entières pour le problème que nous nous sommes posé ; il est évident qu'une étude limitée aux feuilles ou aux rameaux feuillés est insuffisante pour résoudre le problème des migrations automnales. Pour affirmer qu'il y a migration d'un élément quelconque des feuilles vers les organes vivaces, il est nécessaire de mettre en évidence une augmentation de cet élément dans la tige ou la racine, corrélative d'une diminution dans les feuilles.

Dans un premier travail, H. BAUER (71) dose l'azote et les principaux éléments de la cendre, séparément sur les feuilles, la tige et la racine, l'ensemble des dosages donnant la composition de la plante entière ; il s'adresse à de jeunes plants de Conifères à feuilles persistantes (Pin, Epicéa, Sapin) et à feuilles caduques (Mélèze). Les résultats concernant cette dernière

espèce retiendront plus spécialement notre attention. Cinq récoltes furent effectuées à deux mois d'intervalle de février à novembre, chacune d'elle se composant de 50 ou 100 plants. Dans les analyses de plantes entières il est impossible de rapporter les résultats à un facteur invariable, surface ou volume, commun aux trois organes; la comparaison des valeurs absolues pourrait être significative à la condition qu'il n'existe point de différences importantes entre les poids de substance sèche de chacun des organes, aux différentes récoltes; pour les jeunes arbustes étudiés par H. BAUER, ces différences sont très considérables, c'est ainsi que pour les trois dernières récoltes de Mélèze, effectuées le 9 juillet, le 17 septembre et le 17 novembre, le poids de substance sèche des feuilles est respectivement de 449 g., 793 g. et 200 g. (les trois quarts des feuilles jaunes ayant été perdues à la récolte de novembre); le poids de l'ensemble tiges et racines est de 709 g., 2.188 g. et 2.966 g.. Nous ne pourrions donc pas tenir compte des valeurs absolues communiquées par l'auteur. D'ailleurs, il est impossible d'admettre que, dans les conditions normales, des feuilles qui pèsent 449 g. en juillet atteignent, deux mois plus tard, le poids de 793 g. c'est-à-dire presque le double; on sait en effet que la croissance des feuilles est terminée en juillet. La même objection s'applique aux tiges et aux racines, et nous pourrions observer les mêmes anomalies dans la plupart des recherches ultérieures de H. BAUER. Elles sont dues certainement aux quantités considérables d'engrais répandu sur le terrain d'expérience où croissaient les jeunes arbres analysés: six ou sept ans auparavant ce terrain avait reçu, par hectare, un mélange de mille kg. de scories Thomas et de kaïnite; trois ans avant, de la poudre de viande à raison de cent kg. par hectare; enfin il était arrosé avec du purin deux ou trois fois par an. Les conditions de croissance des plantes étudiées par H. BAUER sont donc très artificielles et pourraient expliquer les anomalies que nous venons de signaler. Par conséquent, les travaux de BAUER perdent une grande partie de leur valeur au point de vue physiologique.

Nous nous sommes bornés à reproduire ci-dessous les résultats concernant les jeunes Mélézes récoltés en septembre et

novembre, rapportés pour chaque organe à 100 g. de substance sèche.

	D'après H. BAUER, 100 jeunes Mélèzes renferment (en g.)				
	P ² O ⁵	K ² O	Na ² O	CaO	SiO ²
Feuilles (sept.) . . .	6,145	8,355	0,559	13,594	11,328
» (nov.) . . .	3,777	5,645	0,392	10,035	9,173
Tiges (sept.) . . .	2,418	5,727	0,812	7,969	1,063
» (nov.) . . .	3,200	5,375	0,512	5,250	1,035
Racines (sept.) . . .	2,319	4,881	0,226	13,153	3,258
» (nov.) . . .	2,608	4,807	0,594	10,742	2,813

Il se produit une migration nette du phosphore des feuilles vers la tige et la racine de septembre à novembre. L'auteur constate que l'azote se comporte d'une manière identique et il fait ressortir la différence importante qui existe entre le Mélèze et les autres espèces d'arbres à feuilles persistantes chez lesquelles il n'observe aucune migration de phosphore et d'azote, des feuilles jaunes d'automne vers les organes vivaces. Il est impossible de conclure à une migration des autres substances minérales, exception faite du sodium qui s'accumule dans les racines en novembre.

H. BAUER (72) entreprend des recherches analogues sur de jeunes Frênes; malheureusement les dernières récoltes d'arbustes feuillés sont faites en septembre, les feuilles étaient toutes tombées à la récolte suivante, deux mois après, en novembre. En ce qui concerne le phosphore, les conclusions obtenues avec le Mélèze ne sont pas confirmées : de mai à septembre cette substance ne subit aucune diminution dans les feuilles, mais diminue, par contre, dans les tiges et les racines. Le phénomène de migration automnale des feuilles vers les organes vivaces s'observe très nettement pour le potassium et l'azote.

H. BAUER (114) reprend en collaboration avec E. RAMANN l'étude des variations de la substance sèche, de la cendre et de l'azote, dans une dizaine d'espèces d'arbustes récoltés à cinq périodes différentes de leur croissance de février à novembre; les composants de la cendre n'ont pas été dosés.

Les plus récentes recherches publiées par H. BAUER (73) sur l'absorption et l'élaboration des substances nutritives ont été faites sur des Chênes d'un an, récoltés en mars, en mai, en juin, en juillet et en septembre. Pour cette nouvelle série de recherches, les jeunes arbustes furent récoltés sur un sol non fumé : on peut se rendre compte immédiatement de la perturbation considérable causée par l'apport des engrais sur le développement des plantes analysées : ici le matériel est beaucoup plus homogène que celui utilisé dans les travaux antérieurs ; voici, aux différentes récoltes, le poids de 100 jeunes Chênes recueillis par H. BAUER.

	D'après BAUER, 100 Chênes d'un an pèsent (en g.)				
	15 mars	24 mai	25 juin	31 juil.	19 sept.
Feuilles		62,02	201,52	182,92	218,88
Tiges.	209,15	218,29	221,29	296,13	396,91
Racines	420,30	326,21	515,61	689,73	656,23
Plante entière . . .	629,45	606,52	938,42	1.168,78	1.272,02

Faute de matériel, les récoltes furent interrompues le 19 septembre, c'est-à-dire avant le jaunissement des feuilles. Les résultats d'analyses, rapportés à 1.000 parties de matière sèche, ne permettent pas de discerner nettement les échanges de substances minérales s'effectuant entre les différents organes ; pour le phosphore, en particulier, de juillet à septembre, on constate une augmentation dans les feuilles et les racines et une faible diminution dans la tige ; dans la même période le sodium et le calcium augmentent dans tous les organes ; le potassium diminue très peu dans les feuilles, beaucoup dans la tige et augmente, par contre, considérablement dans la racine ; il est difficile de décider si cette augmentation est due à une migration à partir des tiges ou à une absorption par les racines.

En résumé, tous ces travaux de H. BAUER aboutissent à des conclusions contradictoires ; en ce qui concerne spécialement le problème de l'évacuation automnale des substances minérales,

cette conséquence de la notion de migration, qui exige qu'une substance qui disparaît de la feuille se retrouve dans les organes vivaces, a été établie incomplètement et dans des conditions de croissance trop artificielles pour que nous puissions en tenir compte.

En même temps qu'une excellente mise au point du problème de la chute des feuilles, N. SWART (134) nous apporte des résultats d'analyses de feuilles effectuées sur quatre espèces : *Liriodendron tulipifera*, *Ginkgo biloba*, *Parrotia persica* et, comme exemple de plante annuelle, *Laserpitium latifolium*. Les récoltes ont été faites à deux stades différents de coloration des feuilles ; sur des feuilles vertes et des feuilles jaunes, l'auteur prélève, à l'emporte-pièce, le même nombre de rondelles, rapportant ainsi les résultats à une même surface foliaire. Dans les quatre espèces, le phosphore et le potassium se rencontrent en quantité beaucoup moins élevée dans les feuilles jaunes que dans les feuilles vertes ; pour le phosphore, la diminution varie entre 30 p. 100 et 74 p. 100, pour le potassium entre 20 p. 100 et 50 p. 100 des quantités contenues dans les feuilles vertes ; la cendre totale diminue dans trois espèces sur quatre ; le soufre se comporte de façon variable, augmentant de 4 p. 100 à 12 p. 100 dans trois espèces, diminuant de 1,5 p. 100 dans la quatrième ; le magnésium diminue de 7 p. 100 à 19 p. 100 dans les feuilles jaunes de *Ginkgo* et *Laserpitium* et augmente de 10 p. 100 dans celles de *Liriodendron* ; le calcium et le silicium varient dans des proportions encore plus grandes, augmentant ou diminuant suivant l'espèce ; le sodium diminue de 20 p. 100 dans deux espèces, augmente de 8 p. 100 et de 25 p. 100 dans les feuilles des deux autres.

A. RIPPEL (117) a publié en 1918, un travail sur les variations de l'azote et des matières minérales au cours du jaunissement automnal des feuilles ; il nous a été impossible de nous procurer ce mémoire qui n'existe dans aucune bibliothèque universitaire française.

Dans une publication ultérieure, A. RIPPEL (118) fait remarquer avec raison qu'en dehors des travaux de BAUER et de RAMANN-BAUER il n'existe aucune étude sur l'absorption et les migrations de substances minérales chez les plantes vivaces

au moment de la poussée des feuilles au printemps ; tous les auteurs que nous avons cités jusqu'à maintenant se sont en effet préoccupés uniquement de l'analyse des feuilles. A. RIPPEL souligne quelques contradictions relevées dans les travaux de BAUER et de RAMANN et critique la méthode adoptée par ces auteurs. Il est impossible, dit-il, d'aboutir, par l'analyse des plantes entières, à des conclusions valables en ce qui concerne les échanges de substances, étant donné qu'une migration effective d'un élément quelconque peut passer inaperçue par suite de l'absorption simultanée de cet élément par les racines ; il conclut qu'il est indispensable de reprendre le problème des migrations par une autre méthode. Selon A. RIPPEL la première des conditions à réaliser pour l'étude des migrations de substances entre les différents organes, est de rendre impossible l'absorption de ces substances ; il analyse deux lots de jeunes rameaux de *Salix* et de *Corylus* récoltés au début de mars. Deux autres lots identiques, recueillis en même temps que les précédents, sont conservés, la base de chaque rameau placée dans l'eau distillée jusqu'à ce que les feuilles se développent, au début d'avril, puis ils sont analysés. En comparant les secondes analyses aux premières, il observe en quelle proportion chaque élément a émigré vers les jeunes feuilles. Dans d'autres séries d'expériences, l'auteur remplace l'eau distillée par des solutions salines nutritives différant par l'absence de l'élément minéral dont il veut étudier les variations dans le rameau. Les résultats obtenus par A. RIPPEL peuvent être fort intéressants à d'autres points de vue, mais nous croyons qu'ils n'apportent aucun renseignement exact concernant le problème des migrations. La culture en milieu liquide, nous avons eu l'occasion de le signaler à propos des travaux de COUNCLER, est susceptible de retentir plus ou moins profondément sur les échanges de substances ; à plus forte raison la suppression d'un élément du milieu de culture peut-elle influencer davantage sur les variations de cet élément dans les différents organes, les modifier complètement, exalter ou ralentir le processus normal du phénomène. D'ailleurs, en ce qui concerne le soufre, l'auteur aboutit à une conclusion inattendue : cet élément ne serait pas mobilisable, au printemps, de la tige vers les feuilles ; les dosages effectués

sur deux lots de rameaux, l'un analysé en mars, l'autre en avril après la poussée des feuilles, lui permettent de constater en effet que la quantité de soufre, exprimée en SO^3 , n'a pas varié dans chacun des deux lots ; ce qui revient à dire que les tissus des jeunes feuilles se sont édifiés sans aucun apport de soufre. Nous montrerons, au cours de l'exposé de nos résultats, que le soufre est, au contraire, nettement mobilisé de la tige vers les jeunes feuilles au printemps. Contrairement à l'opinion de RIPPEL, nous ajouterons que, seule, l'analyse des plantes entières récoltées dans le milieu de culture normal, peut nous renseigner exactement sur les échanges de substances qui se produisent entre les différents organes de la plante. Si les plantes analysées sont récoltées en quantités suffisantes pour permettre l'élimination des variations individuelles, si les récoltes successives sont prélevées sur une même station naturelle, en s'assurant qu'à aucun moment la composition du sol n'a été modifiée par des apports quelconques, la comparaison des analyses se rapportant aux récoltes successives permet d'apprécier immédiatement l'importance de l'absorption racinaire et d'en tenir compte dans l'interprétation des résultats.

E. TIEGS (136) suit les variations de la teneur en soufre des feuilles d'*Acer platanoides*, *Æsculus Hippocastanum*, de *Prunus domestica* et *Fraxinus excelsior* ; aucune récolte n'a été faite postérieurement au 15 octobre et l'auteur ne donne aucun renseignement précis sur l'état des feuilles ; ses résultats sont rapportés à 100 centimètres carrés de surface foliaire. Les quantités de soufre contenues dans les feuilles présentent des variations importantes aussi bien au cours de la journée qu'aux différentes époques de l'année. L'auteur observe des différences locales considérables dans les teneurs en soufre de feuilles d'*Æsculus* récoltées sur trois arbres différents.

Cet exposé des principaux travaux entrepris sur les variations des substances minérales chez les plantes ligneuses nous permet de constater que la plupart des auteurs se sont limités à l'analyse des feuilles ou des rameaux feuillés. Nous avons résumé dans le tableau ci-dessous, les résultats d'ensemble qui se dégagent des travaux que nous venons d'examiner, en ce qui concerne la période de jaunissement automnal qui a retenu

surtout l'attention des chercheurs ; les signes + ou — inscrits dans la colonne correspondant à chacun des principaux constituants de la cendre, indiquent que les différents auteurs, dont les noms, accompagnés de la référence bibliographique, figurent dans la colonne de gauche, ont conclu à une augmentation ou à une diminution de cet élément dans les feuilles jaunes.

	S	P	K	Na	Ca	Mg	Si
ZÖLLER (143)		—	—		+		+
WEBER (141)		—	—		+		+
RISZMÜLLER (120)		—	—	—	+	—	+
SCHROEDER (125)	+	+	—	—	—	—	—
DULK (86)		—	—		—	—	—
FLICHE et GRANDEAU (89)	—	—	—		+		+
PASZLER (110)	+	—	—			—	
RAMANN (112)		—	+				
RAMANN (113)		—	—		+		+
TUCKER et TOLLENS (137)	—	—	—	—	—	—	—
FRUWIRTH et ZIELSTORFF (91)		—	—				
ANDRÉ (67)		+	—		—		+
ANDRÉ (69)		—	—				
ANDRÉ (70)	+	—	+		+	+	
STAHL (133)	+	—	—		+	—	—
SCHULTZ et SCHÜTZ (126)		—	—				
BAUER (71)		—	—	—	—		—
SWART (134) { <i>Liriodendron</i>	+	—	—	—	+	—	+
{ <i>Ginkgo</i>	—	—	—	—	—	—	—
{ <i>Parrotia</i>	+	—	—	—	—	—	—
{ <i>Laserpitium</i>	+	—	—	—	—	—	—

A l'examen de ce tableau, il est impossible de dégager une loi qui règle les variations du soufre, du sodium et du magnésium contenus dans les feuilles, au cours du jaunissement ; on doit d'ailleurs remarquer que les résultats d'analyses concernant ces trois substances ne sont pas aussi nombreux que ceux que nous possédons pour les autres composants de la cendre. On considère souvent que l'accumulation du calcium et du silicium dans les feuilles jaunes, est un fait assez général ; c'est ce qui apparaît dans le tableau précédent ; nous rappellerons cependant qu'il est impossible de considérer cette accumulation comme une règle générale ; dans un travail récent (88) nous avons montré que le calcium diminue, au cours du jaunissement des feuilles, dans cinq espèces sur les six que nous avons analysées ; c'est précisément dans les feuilles d'un Noisetier se

développant sur un sol très fortement calcaire que nous avons observé une accumulation de calcium vraisemblablement en rapport avec la nature du sol ; nous avons signalé un fait du même ordre à propos des analyses de DULK (86).

Le phosphore et le potassium, au contraire, à part quelques rares exceptions, sont toujours en beaucoup moins grande abondance dans les feuilles jaunes que dans les feuilles vertes ; TUCKER et TOLLENS (137) ayant montré que ces deux substances ne sont pas entraînées par la lixiviation due à la pluie et à la rosée, on peut donc se rallier à l'opinion de tous les auteurs précédents, à celle d'EBERMAYER (87), de REINKE (115), de DETMER (85), de FRANK (90) et admettre qu'elles émigrent vers les organes vivaces ; seules les analyses de H. BAUER auraient pu nous apporter la preuve de cette migration ; c'est en effet le seul physiologiste qui ait dosé les substances minérales, sauf le soufre, sur la plante entière ; ses résultats devraient mettre en évidence, en même temps qu'une diminution du phosphore et du potassium dans les feuilles jaunes, une accumulation correspondante dans la tige et la racine ; nous avons vu que les conditions défectueuses dans lesquelles il a entrepris ses recherches l'ont conduit à des résultats contradictoires.

II. — VARIATIONS DES SUBSTANCES AZOTÉES DANS LES ORGANES DES PLANTES VIVACES AU COURS DE LA VÉGÉTATION

La plupart des auteurs que nous avons cités dans le paragraphe précédent se sont également préoccupés des variations de l'azote.

G. KRAUSS (98) se rallie à l'hypothèse de J. SACHS (122) et admet que les substances nutritives, surtout l'azote, émigrent des feuilles vers les organes vivaces, à l'automne.

L. RISZMÜLLER (120), dans ses analyses de feuilles de Hêtre, constate que la quantité absolue de protéines s'accroît de mai à juillet, puis diminue très sensiblement de juillet à novembre ; il ne donne aucune indication sur la teinte des feuilles au moment des récoltes.

L. DULK (86) montre que l'azote protéique contenu dans 1.000 feuilles de Hêtre atteint une concentration maximum en

août ; d'août à novembre, il diminue dans le rapport de 9 à 3 ; il est impossible de voir la relation qui existe entre cette baisse considérable des substances azotées et le jaunissement des feuilles, l'auteur ne donnant aucun renseignement sur la récolte de novembre.

P. FLICHE et L. GRANDEAU (89) observent également une baisse de la teneur de la matière fraîche des feuilles en substances azotées à la fin de la période végétative chez *Robinia*, *Betula*, *Castanea* et *Prunus* ; ils remarquent que les variations du phosphore et du soufre sont en relations assez rigoureuses avec celles de l'azote.

Les analyses de J. HANAMANN (94), nous l'avons vu, ont été faites sur les feuilles et les tiges du Houblon, à deux époques différentes de l'année ; de la première à la seconde récolte il observe une diminution d'azote à la fois dans les feuilles et dans les tiges, de sorte qu'il est impossible de conclure à une migration ; l'époque tardive à laquelle la seconde récolte a été effectuée (décembre) laisse d'ailleurs supposer que les plantes étaient mortes depuis un certain temps.

PASZLER (110) suit les variations de l'azote dans des feuilles et des rameaux de Chêne, récoltés à six périodes différentes du printemps à l'automne ; d'octobre à novembre il constate une diminution importante de la quantité d'azote contenue dans les feuilles ; celles de la dernière récolte étaient mortes et tombées pour la plupart et nous avons indiqué les inconvénients de la technique suivie par l'auteur qui effectua ses récoltes sur des arbres différents ; les analyses de rameaux permettent d'observer une légère augmentation de la concentration en azote, attribuée par PASZLER à une migration vers les tiges.

T. KOSUTANY (97) dose l'azote total et les différentes formes d'azote dans les feuilles de la Vigne récoltées à différents stades de la végétation, de mai à octobre ; la quantité d'azote total, rapportée à 100 g. de substance sèche, subit une diminution très accusée au cours de la dernière période.

Dans ses différents travaux entrepris sur les feuilles de Hêtre, Chêne, Charme, Noisetier, Bouleau, Erable, Robinier, E. RAMANN (112-113) constate que, chez toutes ces espèces, les feuilles jaunes sont moins riches en azote que les feuilles ver-

tes et conclut à une migration d'azote des feuilles vers les tiges.

Les recherches de G. TUCKER et B. TOLLENS (137) ont montré que la quantité d'azote total, contenue dans les feuilles de Platan, diminue considérablement, en valeur absolue, à partir du 7 septembre, c'est-à-dire longtemps avant le jaunissement des feuilles ; de septembre à novembre l'azote des feuilles diminue dans le rapport de 37 à 10.

C. FRUWIRTH et W. ZIELSTORFF (91) constatent également une baisse de la quantité d'azote dans les feuilles de Houblon à la fin de la période végétative ; en même temps ils observent aussi une diminution d'azote dans les tiges, résultat incompatible avec l'hypothèse d'une migration d'azote des feuilles vers l'axe ; cette contradiction est due, vraisemblablement, à ce que le nombre des plants récoltés était trop faible pour masquer les différences individuelles.

Les analyses de G. ANDRÉ (67) sur des rameaux feuillés de Marronnier d'Inde montrent que, de septembre à octobre, les feuilles perdent une quantité d'azote très appréciable qui semble venir s'accumuler dans les rameaux ; l'auteur conclut à une migration d'azote des feuilles vers les rameaux.

G. ANDRÉ (68) a également suivi les variations des différentes formes d'azote contenues dans les feuilles de Châtaignier aux diverses périodes de leur évolution ; l'azote total diminue constamment du printemps à l'automne ; la diminution est surtout accusée entre le 21 septembre et le 25 octobre où la quantité d'azote total contenue dans 100 parties de substance sèche passe de 2 g. 25 à 1 g. 80 ; l'auteur ne donne aucun renseignement sur l'état de pigmentation des feuilles ; pendant la même période, l'azote amidé soluble augmente.

G. ANDRÉ (70) reprend l'étude des variations présentées par les constituants des feuilles de Châtaignier en opérant, cette fois, sur des rameaux feuillés, récoltés depuis le début du développement du bourgeon jusqu'à la fin de la végétation. Les rameaux s'enrichissent continuellement en azote venant du tronc depuis le 18 mai jusqu'au 8 octobre ; la diminution de l'azote se produit dans les feuilles entre le 29 août et le 8 octobre, époque à laquelle le rameau présente la teneur en azote

la plus élevée ; l'auteur en déduit qu'une partie de l'azote des feuilles a diffusé vers le rameau.

J. SEISSL (128) constate que les feuilles de *Polygonum sachalinense* récoltées en juin sont plus riches en azote que celles qui sont récoltées en octobre ; il n'a pas observé constamment dans la tige un enrichissement d'azote parallèle à la diminution dans les feuilles.

Nous avons décrit les expériences de J. MOHR (103) effectuées sur les feuilles de Tabac ; les feuilles desséchées sur la plante renferment 40 p. 100 d'azote en moins que celles qui en ont été détachées.

Nous nous sommes attachés déjà à montrer l'intérêt des analyses de plantes entières pour l'étude du problème des migrations. Pour la première fois, des dosages ont été effectués sur la totalité de jeunes arbustes par LECLERC DU SABLON (99), dans des conditions satisfaisantes, au moins en ce qui concerne l'homogénéité des matériaux récoltés. Ses recherches, intéressant le Châtaignier, le Poirier, le Saule et le Framboisier, ont porté sur de jeunes arbustes âgés de deux à six ans, récoltés à des intervalles d'un mois environ, pendant toute l'année, y compris la période d'hiver ; sur chaque exemplaire les trois sortes d'organes sont séparés, desséchés, réduits en poudre ; malheureusement les dosages d'azote sont effectués sur une partie seulement de la poudre obtenue, de sorte qu'il est impossible d'établir le bilan des substances azotées dans l'ensemble de la plante, le poids total de chaque organe n'ayant pas été communiqué. Les résultats sont rapportés à 100 g. de substance sèche ; dans la tige et la racine on constate que la proportion d'azote atteint un maximum en automne, varie très peu l'hiver et présente un minimum en mai ou en juin ; dans les feuilles l'azote diminue du printemps à l'automne, d'abord rapidement, puis lentement ; au réveil de la végétation, la racine et la tige cèdent aux feuilles en voie de formation une grande partie de leur azote et reforment ensuite, peu à peu, leur réserve azotée à la fin du printemps et dans le courant de l'été. En automne la dernière récolte d'arbustes feuillés a été faite le 19 octobre ; il est probable qu'à cette date les feuilles étaient à peine touchées par le jaunissement car la baisse d'azote est ici beaucoup

plus faible que celle qui a été signalée par tous les auteurs ; cette faible diminution ne permet pas d'expliquer, par une migration de l'azote des feuilles, l'enrichissement de la tige et de la racine observé par l'auteur.

D'après les résultats des analyses faites par E. STAHL (133) sur les feuilles d'*Evonymus japonicus*, rapportés à la même surface foliaire, les feuilles perdent, au cours du jaunissement, 63 p. 100 de l'azote qu'elles contiennent lorsqu'elles sont encore vertes.

B. SCHULTZE et J. SCHÜTZ (126), sur les feuilles d'*Acer Negundo*, observent, en valeurs absolues et relatives, une baisse continue d'azote total de juillet à septembre, débutant bien avant le jaunissement. Selon ces deux auteurs, il ne peut pas s'agir, par conséquent, d'une évacuation véritable de l'azote des feuilles vers les organes vivaces ; la perte d'azote subie par les feuilles jaunes s'expliquerait par l'arrêt de la protéogénèse alors que le transport d'azote, des feuilles vers la tige et la racine, continue. Nous reviendrons sur cette hypothèse dans le chapitre suivant. Ce travail de SCHULTZE et SCHÜTZ constitue d'ailleurs une heureuse exception en ce qui concerne l'interprétation rationnelle des migrations automnales ; avec R. COMBES (75), ce sont les seuls physiologistes qui ont souligné l'in vraisemblance des conceptions finalistes de la plupart des auteurs pour qui les migrations constituent « une tendance économique de la nature » laquelle emmagasinerait dans la tige, à l'automne, pour une utilisation ultérieure, les substances nutritives émigrant de la feuille.

Dans toutes les feuilles appartenant à différentes espèces d'arbres fruitiers étudiées par L. RICHTER (116) on assiste à une diminution considérable de l'azote du début à la fin de la végétation ; à l'automne les feuilles jaunes ne renferment plus que le quart ou le cinquième de la quantité d'azote contenue dans les feuilles vertes. Ainsi que nous l'avons indiqué déjà, la présence de fruits diminue beaucoup la valeur de ces résultats.

Les analyses entreprises par H. BAUER (71) sur le Mélèze permettent de constater, de septembre à novembre, une diminution de l'azote des feuilles, parallèle à une augmentation dans la tige et la racine. Les recherches analogues, effectuées sur le

Frêne par le même physiologiste, ne permettent d'établir aucune relation entre le jaunissement et la migration automnale de l'azote, les dernières récoltes de feuilles ayant été faites avant le jaunissement, le 17 septembre. On peut cependant remarquer que les tiges et les racines s'enrichissent considérablement en azote entre le 17 septembre et le 17 novembre.

Quant aux travaux ultérieurs de E. RAMANN et H. BAUER (114), sur de jeunes arbustes entiers appartenant à une dizaine d'espèces différentes, ils ne permettent pas de conclure relativement à la migration automnale de l'azote, aucun renseignement n'ayant été donné sur l'état des feuilles aux différentes récoltes.

Les recherches les plus récentes de H. BAUER (73) ont porté sur de jeunes Chênes d'un an; d'après les résultats rapportés à 100 g. de substance sèche, l'azote diminue à la fois dans les feuilles et dans les tiges entre le 31 juillet et le 19 septembre, aussi ces dernières recherches ne confirment-elles pas la migration automnale de l'azote des feuilles vers les organes vivaces, mise en évidence par l'auteur dans ses travaux antérieurs.

R. OTTO et W. KOOPER (109) observent une diminution de l'azote total des feuilles à la fin de la période végétative et admettent, comme B. SCHULTZE et J. SCHÜTZ, que cette baisse doit être attribuée à l'affaiblissement de la protéogénèse.

M. MOLLIARD (105) a dosé l'azote total et l'azote soluble dans les feuilles de Hêtre, récoltées le 4 avril, le 13 septembre, le 10 octobre et le 2 novembre (feuilles jaunes); d'octobre à novembre, le taux de l'azote soluble augmente de 30 p. 100; l'azote total subit une diminution continue d'avril à novembre, dépassant, le 2 novembre, 60 p. 100 de la quantité d'azote contenue dans les feuilles récoltées le 13 septembre.

N. SWART (134) étudie les variations de l'azote dans des feuilles appartenant à une quinzaine d'espèces différentes; une première récolte de feuilles vertes est effectuée peu de temps avant le jaunissement, la seconde quand les feuilles sont entièrement jaunes. Les résultats, rapportés à la même surface foliaire, montrent que dans toutes les espèces l'azote a diminué, au cours du jaunissement, dans des proportions qui varient entre 50 p. 100 et 80 p. 100 de la quantité trouvée dans

les feuilles vertes. SWART se rallie à l'hypothèse d'une migration de l'azote des feuilles vers les tiges et conclut que cette migration doit se limiter essentiellement à la période de jaunissement des feuilles.

Nous ne nous étendrons pas sur les recherches de A. RIPPEL (118) que nous avons signalées dans ce qui précède ; l'auteur constate qu'au moment de la poussée des feuilles, le rameau dont la base est maintenue dans l'eau distillée ou dans une solution nutritive minérale, subit une perte importante de substances azotées au profit des jeunes feuilles en voie de développement.

R. COMBES (76) reprend tout le problème des migrations de l'azote chez les plantes ligneuses et recherche d'abord si la diminution de l'azote constatée dans les feuilles jaunes peut être attribuée à un entraînement par les précipitations atmosphériques. Les recherches entreprises sur les feuilles d'Erable, de Tilleul, de Hêtre, de Marronnier et de Châtaignier, montrent que l'effet de la lixiviation est nul et que la perte d'azote supportée par les feuilles jaunes, variant suivant les espèces de 30 p. 100 à 60 p. 100 de la quantité initiale contenue dans les feuilles vertes, peut être considérée comme la conséquence d'une migration vers la tige.

Il effectue ensuite une série d'analyses (77) sur le Hêtre, le Marronnier et le Châtaignier ; elles portent successivement :

- 1° sur un lot de rameaux portant des feuilles vertes ;
- 2° sur un lot identique récolté en même temps que le précédent, puis abandonné à l'air jusqu'au jaunissement des feuilles ;
- 3° sur un lot de rameaux comparables aux deux premiers, mais récolté après le jaunissement.

Il constate que le troisième lot est moins riche en azote que le premier et que celui-ci en renferme autant que le deuxième ; la diminution observée dans les feuilles du deuxième lot est compensée par une augmentation dans les tiges ; on ne retrouve pas, dans les rameaux récoltés après le jaunissement, l'azote qui a disparu des feuilles jaunes adhérentes ; cette substance émigrerait par conséquent loin des feuilles, vers le tronc ou la racine.

Des analyses de plantes entières, effectuées sur des Hêtres et des Chênes âgés de deux ans, récoltés à cinq stades de crois-

sance, du 28 juillet au 1^{er} novembre, en prenant toutes les précautions nécessaires pour assurer l'homogénéité des différentes récoltes, permettent de constater que la quantité d'azote contenue dans l'ensemble d'une même récolte ne varie pas sensiblement du début à la fin de l'expérience, que la teneur des feuilles en azote diminue considérablement tandis qu'elle augmente parallèlement dans la tige et la racine.

R. COMBES (78) étend ses recherches sur l'absorption et les migrations d'azote à toutes les phases de la végétation ; des lots de jeunes Hêtres âgés de deux ans sont récoltés à trente jours d'intervalle environ, de septembre 1924 à janvier 1926, c'est-à-dire pendant plus de seize mois. A chaque récolte, l'auteur détermine les quantités absolues de substance sèche constituant les divers organes, les quantités absolues d'azote contenues dans l'ensemble des feuilles, dans la tige entière et dans la racine entière, enfin le rapport de l'azote à la substance sèche pour les trois sortes d'organes et pour l'ensemble de la plante. Les variations du poids de la substance sèche ayant été suivies, dans l'ensemble d'une plante et pendant toute la durée des récoltes, sur des lots témoins croissant en milieu liquide, il est donc possible d'interpréter les résultats des dosages d'azote et d'en dégager les variations absolues avec une approximation suffisante. En automne, au cours du jaunissement des feuilles, la moitié environ de l'azote contenu dans l'appareil foliaire émigre et s'accumule dans les organes vivaces ; en hiver, la tige et la racine contiennent plus de substances azotées qu'à aucun autre moment de l'année ; à l'ouverture des bourgeons, au printemps, la moitié environ de l'azote de la tige et de la racine émigre vers les jeunes feuilles en voie d'édification. Au printemps et à l'automne la plante subirait une légère perte d'azote.

Ces recherches nous apportent des notions nouvelles sur les phénomènes d'absorption, de migrations et d'excrétions d'azote chez les plantes ligneuses à feuilles caduques ; elles établissent définitivement l'existence d'une migration d'azote des feuilles vers les organes vivaces à l'automne, d'une migration inverse et sensiblement de même intensité se produisant au printemps, des organes vivaces vers les jeunes feuilles.

K. VON MOTHES (106) effectue des microdosages d'azote protéique, d'azote soluble et ammoniacal, d'azote total, sur l'axe hypocotylé, les cotylédons, la tige et les feuilles de plusieurs espèces de plantes annuelles (*Vicia*, *Lupinus*, *Linosyris*, *Phaseolus*, *Xanthosoma*, *Amicia*, *Cucurbita*) ; les résultats sont rapportés soit à la substance fraîche, soit au même nombre de feuilles ou de demi-feuilles. La teneur maximum en azote s'observe dans les feuilles vertes au moment où elles ont terminé leur croissance ; ensuite, il se produit une diminution continue des substances azotées, portant surtout sur l'azote protéique. Les feuilles âgées perdent progressivement la faculté de protéogénèse ; la désintégration des protéines, aboutissant à une production secondaire d'amides, amènerait le jaunissement et la mort des feuilles.

Dans d'autres expériences, K. VON MOTHES (107) a également dosé les différentes formes d'azote contenues dans les feuilles de Tabac ; les feuilles jeunes sont plus riches en azote total que les feuilles plus âgées.

A. SMIRNOW (130) et ses collaborateurs étudièrent les variations de la substance sèche et des différentes formes d'azote contenues dans les feuilles d'*Helianthus annuus* et de *Nicotiana Tabacum* ; leurs analyses sont rapportées à un mètre carré de surface foliaire ; les récoltes de feuilles effectuées sur des plantes non écimées ont été interrompues déjà à la date du 28 août ; c'est ce qui explique qu'on n'observe pas de diminution d'azote et que les auteurs soient amenés à nier toute relation entre l'âge de la feuille et les variations de l'azote.

Les recherches de M. PINEY (111) portent sur le Hêtre. Il a suivi, pendant une période de sept mois, du 25 décembre au 27 juillet, les variations de l'azote protéique et de l'azote soluble contenus dans les différents organes ; la proportion d'azote total dans la plante entière est plus élevée en hiver qu'en été ; on retrouve la légère perte d'azote supportée par la plante entière, perte que R. COMBES avait déjà signalée au printemps. L'azote protéique atteint un maximum en hiver dans la tige et la racine, au printemps dans les feuilles ; le maximum d'azote soluble, contenu dans la plante entière, s'observe dans la période qui précède l'apparition des feuilles ; l'azote soluble

diminue ensuite jusqu'en été, alors la plante n'en renferme plus qu'une très faible quantité.

R. COMBES et M. PINEY (83), complétant les recherches précédentes, ont étendu leurs investigations à la période de l'été et de l'automne. Leurs analyses ont été faites sur des Hêtres de même âge, récoltés au même endroit. Ils constatent que les feuilles subissent, d'août à novembre, une perte régulière d'azote total, surtout d'azote protéique, perte compensée par un enrichissement de la tige et de la racine en azote protéique ; la migration automnale de l'azote des feuilles vers la tige et la racine est donc mise de nouveau en évidence. Ces deux auteurs retrouvent en novembre l'excrétion d'azote signalée déjà par l'un d'eux ; de novembre à décembre la tige et la racine s'enrichissent en azote puisé dans le sol.

W. THOMAS (135) étudie les modifications quantitatives subies par les principales formes d'azote dans les feuilles et les rameaux de *Pyrus Malus* ; il observe nettement la migration automnale de l'azote des feuilles vers le rameau.

H. SATTLER (124) suit également les variations de l'azote protéique et de l'azote soluble des feuilles, au cours du jour et de la nuit, ainsi qu'aux différentes époques de l'année, y compris la période d'hiver. Ces recherches présentent un intérêt particulier parce qu'elles portent sur des feuilles persistantes, beaucoup moins étudiées, jusqu'à présent, que les feuilles caduques. L'auteur s'est adressé aux feuilles d'*Hedera Helix*, *Ilex aquifolium*, *Pinus Cembra* et, comme plante de comparaison à feuilles caduques, à celles de *Syringa vulgaris*. Dans toutes ces espèces, sauf le Pin, pour lequel les résultats sont exprimés par rapport à 100 parties de substance sèche, les résultats d'analyses ont été ramenés à la même surface foliaire ; les récoltes de feuilles persistantes ont été faites en janvier, avril, juin, octobre et décembre ; celles de *Syringa vulgaris* en mai, juin, juillet, août, septembre et décembre de la même année. On constate que les feuilles persistantes, à l'inverse des feuilles caduques, sont d'autant plus riches en azote qu'elles sont plus âgées ; la migration automnale de l'azote, que l'auteur observe dans les feuilles de *Syringa vulgaris*, fait complètement défaut dans les feuilles persistantes.

CHAPITRE II

MARCHE DE LA MIGRATION AUTOMNALE DE L'AZOTE DES FEUILLES CHEZ LES PLANTES LIGNEUSES A FEUILLES CADUQUES

De l'ensemble des travaux que nous avons examinés dans le chapitre précédent, il ressort que l'étude des variations de substances, dans les différents organes des plantes ligneuses, a été beaucoup plus poussée pour l'azote que pour les matières minérales. Les travaux récents de R. COMBES, de M. PINEY, effectués sur la plante entière, ont précisé nos connaissances sur les échanges de substances azotées se produisant entre les différents organes du Hêtre au cours du développement annuel. En ce qui concerne spécialement la période automnale, R. COMBES a établi l'existence, jusqu'alors très discutée, d'une migration de l'azote, des feuilles vers les organes vivaces. Si l'on peut considérer ce problème comme résolu, par contre, les physiologistes discutent encore actuellement sur la signification biologique de ce mouvement de substances. S'agit-il d'une évacuation véritable d'une partie de l'azote des feuilles vers la tige et la racine, ou bien cette migration ne serait-elle que la continuation des transports de substances azotées se produisant normalement pendant la vie active de la feuille, continuation qui se traduirait — la protéogénèse s'arrêtant — par une diminution importante de la teneur des feuilles en azote ? B. SCHULTZE et J. SCHÜTZ se rallient à cette dernière conception ; la diminution d'azote observée par ces auteurs dans les feuilles d'*Acer Negundo* est un phénomène qui débiterait déjà en juillet, c'est-à-dire longtemps avant le jaunissement des feuilles.

D'après eux, la migration de l'azote des feuilles jaunes ne serait pas un événement nouveau et ne correspondrait pas à une évacuation réelle.

Pour résoudre cette question, nous avons suivi la marche de la migration de l'azote sur des feuilles appartenant à plusieurs espèces ligneuses différentes, récoltées à des époques très voisines l'une de l'autre, de juillet à novembre 1926. Nous décrivons, dans ce qui suit, les expériences que nous avons effectuées.

I. — MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Nos recherches (81) ont porté sur des feuilles appartenant à cinq espèces : *Æsculus Hippocastanum*, *Castanea vulgaris*, *Fagus silvatica*, *Ampelopsis Veitchii* et *Cornus sanguinea* ; les récoltes ont été effectuées à des intervalles très rapprochés : tous les dix jours, parfois même tous les cinq jours, depuis la mi-juillet, époque à laquelle la croissance de la feuille est terminée, jusqu'à la fin novembre. Nous nous sommes adressés à des arbres âgés présentant un feuillage abondant, afin d'éviter les causes d'erreur signalées par W. SAPOSCHNIKOFF (123), P. SORAUER (131), S. RYWOSCH (121), concernant l'effeuillage partiel ; celui-ci retentit en effet sur l'évaporation, provoque des changements d'équilibre d'ordre traumatique modifiant les échanges de substances qui s'effectuent normalement dans les tissus foliaires. Aux mêmes endroits, sur chaque feuille prise isolément, nous avons prélevé, à l'emporte-pièce, un nombre identique de rondelles ; la quantité de feuilles recueillies à chaque prélèvement était suffisante pour permettre de rassembler 4 lots de 80 rondelles, l'ensemble représentant une surface foliaire de 10 dm² 36 ; pour chaque espèce, les feuilles de mêmes dimensions ont été cueillies à la même heure du jour, sur le même arbre, de la première à la dernière récolte. Les 4 lots de 80 rondelles constituant une récolte ont été analysés séparément. Les résultats obtenus permettent de constater que les quantités de substance sèche et d'azote correspondant à chaque lot, offrent souvent des écarts importants qui proviennent de la position variable qu'occupaient les feuilles par rap-

port à la lumière ; on sait, en effet — les analyses de P. SEREX (129) l'ont montré nettement — que, selon l'éclairement, la richesse des feuilles en éléments organiques ou minéraux est plus ou moins profondément modifiée ; le nombre des feuilles récoltées sur le même arbre du début à la fin de nos expériences était trop considérable pour que nous puissions respecter l'égalité d'éclairement en les cueillant toutes sur une même branche ; un effeuillage aussi important, réalisé au même endroit, aurait certainement provoqué, d'une récolte à l'autre, dans les feuilles restant sur la branche, une perturbation considérable dans les échanges de substances azotées ; toutes ont donc été cueillies, intentionnellement, sur des branches différentes inégalement exposées ; le hasard a pu rassembler, dans un même lot, des fragments de surface foliaire soumis à un éclairement plus intense que ceux qui ont constitué le lot voisin. Dans l'interprétation des résultats nous ne devons tenir compte, par conséquent, que des quantités obtenues pour la totalité des 4 lots d'une même récolte, celles-ci représentant des valeurs moyennes correspondant à l'ensemble des feuilles inégalement exposées du même arbre.

Les rondelles ont été détachées de la feuille le plus tôt possible après la récolte, placées une à une sur du papier à filtrer et abandonnées ainsi jusqu'à dessiccation, pendant 48 heures. A chaque récolte, deux lots de 20 rondelles ont été préparés exactement dans les mêmes conditions ; ils ont servi à calculer le poids de la matière sèche que nous n'avons pas déterminé directement sur les lots destinés à l'analyse, dans la crainte d'une perte de substances azotées au cours du passage à l'étuve. L'azote total a été dosé par la méthode de KJELDAHL modifiée par JOLDBAUER.

Les résultats d'analyses obtenus pour les récoltes successives sont réunis dans les tableaux I-V dans lesquels figurent : les quantités de substance sèche, les quantités absolues et relatives d'azote contenues dans chacun des quatre lots et dans l'ensemble de la récolte. Nous indiquons ci-dessous, pour chaque espèce, les renseignements relatifs à l'état des feuilles au moment des différentes récoltes.

FEUILLES D'*Eschulus Hippocastanum*. — Elles ont été cueillies

sur un Marronnier d'Inde situé dans le parc de l'Ecole Nationale d'Horticulture à Versailles. Les récoltes sont effectuées entre le 22 juillet et le 15 novembre à des dates successives qui sont indiquées dans le tableau I ; à la récolte du 16 septembre quelques feuilles présentent un début de jaunissement sur le pourtour du limbe ; le 26 septembre, certaines folioles (le cinquième environ de la récolte) présentent deux bandes vert-jaune, parallèles à la nervure médiane ; le 6 et le 16 octobre, le jaunissement n'a fait aucun progrès par rapport au stade précédent ; le 26 octobre, certaines folioles (un dixième environ) portent quelques taches brunes ; à la récolte du 5 novembre, le jaunissement a progressé notablement, toutes les folioles présentent une bande jaune de part et d'autre de la nervure médiane, quelques-unes même sont presque entièrement jaunes, à l'exception de très nombreuses petites plages restées vertes. A la date du 15 novembre, le plus grand nombre des feuilles est tombé, le jaunissement n'est pas très net, la plupart des folioles sont desséchées et enroulées ; dans l'ensemble les feuilles sont jaune-brun, avec parfois très peu de vert ; la teinte dominante est jaune ; le pourtour du limbe présente régulièrement une bande brune, souvent desséchée, de 2 à 4 centimètres de largeur.

FEUILLES DE *Castanea vulgaris*. — Le Châtaignier sur lequel les récoltes ont été effectuées était situé dans la forêt de Hez aux environs de Clermont d'Oise. Du 22 juillet au 17 octobre (tableau II) aucune différence n'a pu être observée dans la teinte verte des feuilles ; le 27 octobre, le vert est un peu plus pâle ; le 6 novembre, le limbe est presque complètement vert jaunâtre, sans tache entièrement jaune ou brune ; à la récolte du 11 novembre, les feuilles sont brun clair très uniformément ; le 16 novembre toutes sont brunes et présentent, çà et là, des taches brun foncé ; les feuilles récoltées le 21 novembre sont mortes, desséchées sur l'arbre.

FEUILLES DE *Fagus silvatica*. — L'arbre était également situé dans la forêt de Hez. La première récolte (tableau III) est faite le 22 juillet ; les feuilles sont vertes, sans aucune différence appréciable à l'œil jusqu'au 7 octobre ; à cette date, quelques-unes sont un peu plus pâles, mais dans l'ensemble, la différence

avec les précédentes est à peine visible ; le 17 octobre, les feuilles sont dans le même état que précédemment ; le 27 octobre, le début du jaunissement est visible, la teinte verte est moins foncée qu'à la récolte précédente ; les feuilles du 6 novembre sont vert-jaune, très nettement différentes ; celles du 11 novembre sont presque entièrement jaunes, présentant quelques rares petites taches vertes ou brunes ; le 16 novembre, la teinte générale des feuilles est brun clair, le jaune dominant sur le brun. A la dernière récolte, le 21 novembre, les feuilles sont entièrement brunes, desséchées sur l'arbre.

FEUILLES D'*Ampelopsis Vetchii*. — L'*Ampelopsis* se développe contre un mur, dans la cour d'entrée de l'Ecole Nationale d'Horticulture à Versailles. Le 26 septembre (tableau IV), les feuilles sont vertes, un peu plus pâles qu'aux trois récoltes précédentes ; aucun changement n'est observé le 6 octobre ; le 16 octobre quelques-unes sont tachées de rouge ; le 26 octobre, le jaunissement a progressé nettement, les feuilles sont vert-jaune avec quelques taches rouges ; le 5 novembre, elles sont nettement jaunes et présentent parfois des plages vert pâle, quelques-unes (10 p. 100 environ) sont rouges ; à la dernière récolte du 13 novembre, il n'y a plus aucune trace de vert, les feuilles sont entièrement jaunes avec quelques taches rouges ou brunes.

FEUILLES DE *Cornus sanguinea*. — Elles ont été récoltées sur un *Cornus* se développant dans la forêt de Ileze. A la cinquième récolte, le 27 septembre (tableau V), apparaissent les premières manifestations du rougissement, la plupart des feuilles sont tachées de rouge ; presque toutes celles du 7 octobre sont entièrement rouges, à l'exception de quelques-unes d'entre elles qui présentent encore des plages vertes ; les récoltes du 17 et 27 octobre n'offrent aucune différence avec celle du 7 octobre ; le 6 novembre, il n'y a plus aucune partie verte, le limbe est uniformément rouge à la face supérieure et jaune à la face inférieure.

TABLEAU I

MARCHE DE LA MIGRATION AUTOMNALE DE L'AZOTE DES FEUILLES CHEZ *Esculus Hippocastanum*.

(Chaque lot comprend 80 rondelles représentant une surface foliaire de 239 cm² 04.

N° des Lots	22-VII-26 Feuilles vertes			30 VIII-26 Feuilles vertes			6-IX-26 Feuilles vertes			16-IX-26 Feuilles vertes			26-IX-26 Feuilles vertes, quelques-unes présentant 2 bandes vert-jaune parallèles à la nervure médiane		
	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)
1	2.725	83,44	3.062	2.543	78,73	3.095	2.574	76,04	2.954	1.928	57,96	3.000	3.271	88,65	2.709
2	2.327	73,92	3.176	3.016	90,50	3.000	2.394	71,02	2.965	2.086	59,02	2.828	2.990	82,09	2.746
3	2.502	78,40	3.433	2.490	74,82	3.004	2.306	69,16	2.999	2.436	60,03	2.810	3.437	87,47	2.788
4	1.874	64,04	3.420	2.427	71,79	2.957	2.703	79,63	2.945	2.278	66,53	2.949	2.918	79,02	2.708
Total . .	9.425	299,77	3.480	10.476	315,84	3.014	9.977	295,85	2.965	8.428	243,54	2.889	12.316	337,23	2.738

TABLEAU 1 (Suite)

N ^o des Lots	6-X-26 Feuilles semblables aux précédentes				16-X-26 Feuilles semblables aux précédentes				26-X-26 Feuilles différentes des précédentes par quelques taches brunes				5-XI-26 Feuilles jaune-vert				15-XI-26 Feuilles jaune-brun			
	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)		Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)		Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)		Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)		Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	
1	2.522	68,38	2.711		2.996	80,75	2.695		3.270	81,31	2.486		1.800	38,87	2.459		1.786	20,61	1.454	
2	2.804	74,93	2.672		2.610	78,79	2.708		3.274	82,43	2.518		2.004	41,72	2.081		1.979	24,69	1.247	
3	2.907	76,94	2.646		2.690	74,65	2.775		3.432	86,24	2.498		2.280	51,24	2.247		2.446	26,38	1.929	
4	2.443	66,08	2.704		3.030	80,64	2.661		3.511	87,92	2.503		1.989	44,07	2.216		2.396	30,13	1.257	
Total . .	10.676	286,33	2.681		11.626	314,83	2.708		13.507	337,90	2.505		8.073	175,90	2.478		8.307	104,81	1.225	

TABLEAU II

MARCHE DE LA MIGRATION AUTOMNALE DE L'AZOTE DES FEUILLES CHEZ *Castanea vulgaris*.

Chaque lot comprend 80 rondelles représentant une surface foliaire de 259 cm² 04.

N° des Lots	22-VII-26			31-VIII-26			7-IX-26			17-IX-26			27-IX-26			7-X-26		
	Feuilles vertes			Feuilles vertes			Feuilles vertes			Feuilles vertes			Feuilles vertes			Feuilles vertes		
	Subst.	N.	N. p.	Subst.	N.	N. p.	Subst.	N.	N. p.	Subst.	N.	N. p.	Subst.	N.	N. p.	Subst.	N.	N. p.
	sèche	(mg.)	100 g.	sèche	(mg.)	100 g.	sèche	(mg.)	100 g.	sèche	(mg.)	100 g.	sèche	(mg.)	100 g.	sèche	(mg.)	100 g.
	(mg.)		subst.	(mg.)		subst.	(mg.)		subst.	(mg.)		subst.	(mg.)		subst.	(mg.)		subst.
1	2.853	66,64	2.335	2.328	52,57	2.258	2.144	54,44	2.527	2.295	54,94	2.393	1.874	44,38	2.368	2.171	49,42	2.276
2	2.932	67,48	2.301	2.360	55,16	2.337	2.047	50,68	2.512	2.581	59,04	2.286	2.480	51,34	2.353	2.448	48,44	2.256
3	2.749	61,60	2.240	2.402	49,44	2.337	1.840	45,04	2.446	2.448	56,56	2.340	2.028	45,50	2.243	2.280	52,50	2.375
4	2.789	63,44	2.263	2.240	51,80	2.342	2.177	56,44	2.578	2.349	54,60	2.324	2.226	51,66	2.321	2.409	50,26	2.383
Total	11.323	258,86	2.286	9.030	208,67	2.310	8.475	205,94	2.519	9.673	225,41	2.337	8.308	192,85	2.324	8.708	200,62	2.303

TABLEAU II (Suite)

N° des Lots	47-X-26 Feuilles vertes			27-X-26 Feuilles d'un vert un peu plus pâle (vert-olive)			6-XI-26 Feuilles jaunes, très faiblement verdâtres			44-XI-26 Feuilles brun clair			46-XI-26 Feuilles brunes avec taches brun foncé.			21-XI-26 Feuilles brun foncé desséchées sur l'arbre		
	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)
1	2.471	55,58	2.249	2.514	53,06	2.410	2.590	37,87	1.462	4.491	14,56	976	4.880	16,52	878	1.520	48,62	1.225
2	2.684	59,57	2.249	2.799	58,58	2.093	2.553	46,97	1.839	4.776	18,55	4.044	4.717	14,84	864	4.593	46,80	1.054
3	2.315	52,36	2.261	2.674	54,39	2.036	2.447	37,66	1.539	4.573	14,42	916	4.674	17,78	1.062	1.706	19,39	1.436
4	2.318	56,42	2.240	2.515	52,92	2.104	2.369	33,60	1.418	4.649	16,66	1.010	4.882	16,80	892	4.461	47,50	1.197
Total	9.988	223,93	2.241	10.499	218,95	2.085	9.639	156,10	4.567	6.489	64,49	989	7.453	65,94	921	6.280	72,31	4.451

TABLEAU III

MARCHE DE LA MIGRATION AUTOMNALE DE L'AZOTE DES FEUILLES chez *Fagus sylvatica*.

Chaque lot comprend 80 rondelles représentant une surface foliaire de 259 cm² 04.

N° des Lots	22-VII-26			31-VIII-26			7-IX-26			17-IX-26			27-IX-26			7-X-26		
	Feuilles vertes			Feuilles vertes			Feuilles vertes			Feuilles vertes			Feuilles vertes			Feuilles vertes		
	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)
1	1.628	42,89	2.634	1.512	40,43	2.674	1.408	35,95	2.553	4.443	35,84	2.483	1.463	37,29	2.518	1.442	36,48	2.509
2	1.469	41,33	2.813	1.384	35,78	2.583	1.404	37,52	2.672	4.507	38,75	2.571	1.437	36,74	2.556	1.459	35,73	2.448
3	1.782	45,70	2.564	1.371	36,79	2.683	1.442	38,08	2.611	1.474	36,34	2.449	1.437	38,08	2.650	1.446	35,95	2.485
4	1.366	37,69	2.759	1.459	38,42	2.632	1.327	35,47	2.649	1.470	38,30	2.606	1.474	37,52	2.544	1.514	38,08	2.515
Total	6.245	167,61	2.684	5.726	151,42	2.644	5.581	146,72	2.629	5.891	149,23	2.533	5.811	149,63	2.574	5.861	145,94	2.490

TABLEAU III (Suite)

N° des Lots	17-X-26 Feuilles vertes			27-X-26 Feuilles vert pâle			6-XI-26 Feuilles vert-jaune			41-XI-26 Feuilles jaunes			46-XI-26 Feuilles jaune-brun			24-XI-26 Feuilles brunes (mortes)		
	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)
1	1.383	33,39	2.444	1.453	33,51	2.306	1.330	22,96	1.726	1.082	12,25	1.134	984	9,07	922	43,61	1.371	
2	1.464	37,84	2.448	1.368	30,63	2.239	1.394	23,41	1.682	1.034	11,97	1.157	976	8,68	889	14,14	1.648	
3	1.377	32,26	2.342	1.382	30,80	2.228	1.337	22,54	1.684	1.035	12,41	1.171	1.024	9,35	913			
4	1.392	34,72	2.494	1.402	31,86	2.272	1.314	23,18	1.763	1.056	12,18	1.153	984	7,62	774			
Total.	5.616	136,21	2.425	5.605	126,80	2.262	5.372	92,06	1.713	4.207	48,51	4.153	3.968	34,72	875	4.212	63,96	1.518

TABLEAU IV

MARCHE DE LA MIGRATION AUTOMNALE DE L'AZOTE DES FEUILLES CHEZ *Ampelopsis velchii*.Chaque lot comprend 80 rondelles représentant une surface foliaire de 259 cm² 04.

N° des Lots	19-VII-26 Feuilles vertes				30-VIII-26 Feuilles vertes				6-IX-26 Feuilles vertes				16-IX-26 Feuilles vertes				26-IX-26 Feuilles d'un vert légèrement plus pâle			
	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)		Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)		Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)		Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)		Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 100 g. subst. sèche (mg.)	
1	1.714	40,48	2.348		2.290	46,55	2.032		1.985	36,49	1.823		2.480	39,06	1.791		2.463	37,94	1.754	
2	1.720	38,99	2.266		2.212	44,52	2.012		1.884	35,56	1.887		2.422	38,64	1.820		2.241	38,22	1.728	
3	1.704	38,64	2.157		2.134	43,40	2.033		2.081	38,92	1.870		2.478	39,55	1.815		2.451	37,47	1.728	
4	1.755	39,76	2.265		2.017	38,50	1.987		2.303	40,81	1.772		2.450	40,25	1.872		2.329	39,83	1.710	
Total . .	6.977	157,57	2.258		8.653	172,97	1.998		8.253	154,48	1.841		8.630	157,50	1.825		8.854	153,16	1.729	

TABLEAU IV (Suite)

N° des Lots	6-X-26 Feuilles semblables aux précédentes			16-X-26 Feuilles différentes des précédentes par léger début de rougissement			26-X-26 Feuilles vert-jaune avec taches rouges			5-XI-26 Feuilles jaunes, peu de vert, taches rouges plus abondantes			15-XI-26 Feuilles complètement jaunes avec taches rouges		
	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 400 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 400 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 400 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 400 g. subst. sèche (mg.)	Subst. sèche (mg.)	N. (mg.)	N. p. 400 g. subst. sèche (mg.)
1	2,184	35,98	1.649	2 063	34,44	1.669	2,093	32,34	1.545	1.730	20,23	1.169	2.029	16,24	800
2	2,008	32,97	1.644	1.882	30,52	1.621	2.194	35,00	1.595	1.641	20,65	1.258	1.871	15,05	804
3	2,046	34,37	1.679	1.994	33,53	1.681	2.228	34,65	1.555	1.657	21,35	1.288	1.791	14,14	789
4	2,001	35,21	1.759	1.984	32,34	1.630	2.101	34,86	1.659	1.896	25,13	1.325	1.819	14,28	785
Total . .	8.236	138,53	1.682	7 923	130,83	1.651	8.616	136,85	1.588	6.924	87,36	1.261	7.510	59,74	795

TABLEAU V

MARCHE DE LA MIGRATION AUTOMNALE DE L'AZOTE DES FEUILLES
CHEZ *Cornus sanguinea*.

Chaque lot comprend 80 rondelles
représentant une surface foliaire de 259 cm² 04.

N° des Lots	22-VII-26 Feuilles vertes			31-VIII-26 Feuilles vertes			7-IX-26 Feuilles vertes		
	Subst.	N.	N. p.	Subst.	N.	N. p.	Subst.	N.	N. p.
	sèche (mg.)	(mg.)	100 g. subst. sèche (mg.)	sèche (mg.)	(mg.)	100 g. subst. sèche (mg.)	sèche (mg.)	(mg.)	100 g. subst. sèche (mg.)
1	2.044	43,82	2.147	1.961	39,90	2.034	1.673	31,50	1.882
2	2.106	45,78	2.173	2.086	41,88	2.067	1.908	36,68	1.922
3	2.038	43,82	2.150	1.908	39,13	2.051	1.795	35,28	1.965
4	2.035	44,38	2.180	1.993	39,90	2.002	1.990	39,76	1.997
Total	8.220	177,80	2.163	7.948	160,81	2.023	7.366	143,22	1.944

N° des Lots	17-IX-26 Feuilles vertes			27-IX-26 Feuilles vert rougeâtre			7-X-26 Feuilles rouges		
	Subst.	N.	N. p.	Subst.	N.	N. p.	Subst.	N.	N. p.
	sèche (mg.)	(mg.)	100 g. subst. sèche (mg.)	sèche (mg.)	(mg.)	100 g. subst. sèche (mg.)	sèche (mg.)	(mg.)	100 g. subst. sèche (mg.)
1	2.203	36,68	1.665	2.244	35,30	1.573	1.947	29,54	1.517
2	2.200	38,22	1.737	2.080	34,86	1.675	2.009	31,08	1.547
3	2.226	38,92	1.748	2.017	30,36	1.515	2.079	31,78	1.528
4	2.292	38,08	1.661	1.823	27,72	1.520	1.990	30,80	1.547
Total	8.921	151,90	1.702	8.164	128,44	1.573	8.025	123,20	1.535

N° des Lots	17-X-26 Feuilles rouges			27-X-26 Feuilles rouges			6-XI-26 Feuilles à face supérieure rouge, face inférieure jaune		
	Subst.	N.	N. p.	Subst.	N.	N. p.	Subst.	N.	N. p.
	sèche (mg.)	(mg.)	100 g. subst. sèche (mg.)	sèche (mg.)	(mg.)	100 g. subst. sèche (mg.)	sèche (mg.)	(mg.)	100 g. subst. sèche (mg.)
1	1.794	27,16	1.513	2.277	31,78	1.395	1.975	22,26	1.127
2	2.010	30,38	1.511	2.171	30,03	1.383	2.090	23,80	1.138
3	1.991	30,59	1.536	2.031	26,88	1.321	2.003	22,75	1.135
4	2.001	30,45	1.521	2.208	29,96	1.356	2.014	23,31	1.157
Total	7.796	118,58	1.521	8.690	118,65	1.365	8.082	92,12	1.139

II. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Les travaux de R. COMBES (77) ont montré que l'azote qui disparaît des feuilles des arbres pendant le jaunissement autom-



Fig. 1. — Marche de la migration de l'azote des feuilles vers les organes vivaces.

nal émigre en totalité vers les organes vivaces. L'étude de la vitesse de sortie des substances azotées des feuilles au cours de

cette période va nous permettre de déterminer la marche du phénomène de migration. Nos résultats sont plus faciles à interpréter sous la forme de graphiques que nous reproduisons ci-contre (fig. 1) ; ceux-ci représentent, pour chaque espèce étudiée, les variations éprouvées par la quantité d'azote — exprimée en milligrammes — contenue dans une masse de tissus foliaire correspondant à une surface de 10 dm² 36, entre le 22 juillet et le 16 novembre 1926.

Ces graphiques montrent que la migration des substances azotées des feuilles vers les tiges est très faible ou même nulle pendant tout le temps où les feuilles conservent la plus grande partie de leur chlorophylle. C'est seulement quand le jaunissement est nettement commencé qu'un phénomène nouveau, particulier à la fin de la vie de la feuille, se déclenche brusquement ; au moment où les premières taches jaunes apparaissent, la courbe de l'azote contenu dans les feuilles s'infléchit en effet brusquement pour les cinq espèces étudiées. L'évacuation se poursuit, très active, pendant toute la durée du jaunissement pour ne cesser qu'à la mort des tissus. A la fin de l'évacuation, les feuilles des différentes espèces présentent des teneurs en azote très voisines les unes des autres.

Le coefficient d'évacuation de l'azote, c'est-à-dire le rapport de la quantité d'azote qui émigre à la quantité d'azote contenue dans les feuilles vertes, est très variable suivant l'espèce : *Fagus* : 0,79 ; *Castanea* : 0,74 ; *Æsculus* : 0,66 ; *Ampelopsis* : 0,62 ; *Cornus* : 0,48. Il y a lieu de remarquer la rapidité du phénomène qui, chez certaines espèces, telles que l'*Æsculus* et le *Castanea*, se traduit par le transport des 7/10 de l'azote contenu dans les feuilles, en un temps relativement court de 15 à 20 jours.

Chez le *Castanea* et le *Fagus*, dont les feuilles ont pu être analysées tous les cinq jours en novembre, on constate que la migration se ralentit à la fin du jaunissement, au moment où les feuilles commencent à brunir. Les feuilles brunes, de la dernière récolte, complètement mortes, renferment une quantité d'azote beaucoup plus importante qu'aux deux récoltes précédentes ; l'augmentation est particulièrement accusée dans les feuilles du Hêtre : la même surface foliaire récoltée le 16 et le

21 novembre renferme 0 g. 035 et 0 g. 064 d'azote. Il nous a été impossible d'expliquer la cause de cette augmentation ; nous avons tout d'abord rapporté ce résultat à l'hétérogénéité du matériel récolté, et envisagé la possibilité d'une réduction de la surface foliaire par suite de la contraction et de la dessiccation du limbe au cours du brunissement ; mais cette hypothèse nous apparaît sans aucune valeur étant donné que le poids de la substance sèche n'a pas varié sensiblement : de 3 g. 968 le 16 novembre il passe à 4 g. 212 le 21 novembre.

Quelle est l'origine de l'azote qui sort des feuilles en automne et vient s'emmagasinier dans la tige ? A. RIPPEL (119) rappelle à ce sujet les travaux de H. MOLISCH (104) et A. MEYER (101) ; par l'étude microscopique des tissus foliaires, ces deux auteurs ont constaté que les chloroplastes perdent des protéïdes au cours du jaunissement des feuilles. A. MEYER ayant observé d'autre part que le volume des chloroplastes diminue, pendant cette période, de 86 p. 100 environ, A. RIPPEL rapproche de ce résultat le coefficient moyen de migration d'azote, calculé d'après les analyses de feuilles qu'il a effectuées et les données publiées par les différents auteurs ; il trouve que ce coefficient est égal à 0,69. Ces deux résultats lui semblent assez voisins pour lui permettre de conclure que l'azote mobilisé des feuilles jaunes en automne provient uniquement des constituants chloroplastiques. R. COMBES (78) a montré que cette hypothèse est inadmissible ; nous ne rappellerons pas les arguments invoqués par ce physiologiste, nous nous contenterons d'ajouter que les coefficients de migration d'azote que nous avons mis en évidence dans les cinq espèces étudiées, varient entre des extrêmes trop éloignés — 0,48 et 0,79 — pour qu'on puisse accorder toute espèce de signification à la moyenne de A. RIPPEL. Signalons enfin, d'après un travail récent de W. SCHUMACHER (127), que la masse des protéïdes contenue dans les chloroplastes est relativement faible ; il ne semble y avoir aucune subordination directe entre le volume des chloroplastes d'une part, la protéolyse et la protéogénèse d'autre part ; cet auteur a observé que les chloroplastes peuvent supporter, expérimentalement, une diminution de volume atteignant 50 p. 100, alors que la teneur des

tissus foliaires en protéides reste absolument constante ou même augmente un peu ; inversement, il se produirait, dans des feuilles placées à l'obscurité, une migration d'azote pouvant atteindre 20 p. 100 à 41 p. 100 de la quantité initiale, sans que le volume des chloroplastes subisse de modifications ; enfin si l'on place des feuilles à l'obscurité pendant quelques jours, jusqu'à l'apparition sur le bord du limbe des premières traces du jaunissement, il se produit dans le tissu foliaire un déficit d'azote en même temps que le volume des chloroplastes commence à diminuer ; mais si ces feuilles sont de nouveau exposées à la lumière, le pétiole plongeant dans une solution nutritive azotée, la teneur des tissus en azote protéique remonte rapidement, alors que le volume des chloroplastes continue de diminuer, tout au moins pendant quelques jours.

Ces travaux de SCHUMACHER constituent en outre un nouvel argument en faveur de l'hypothèse suivant laquelle le cytoplasma des cellules foliaires chlorophylliennes joue le rôle prépondérant dans les phénomènes de protéolyse et de protéogénèse, contrairement à l'opinion émise par MEYER, MOLISCH et ULLRICH (138) pour lesquels les chloroplastes interviendraient directement dans la synthèse protéique.

Il n'y aurait par conséquent aucune relation de cause à effet entre ces deux événements simultanés : disparition de la chlorophylle et évacuation des substances azotées ; l'azote qui émigration des feuilles à l'automne ne peut pas provenir entièrement des chloroplastes, la plus grande partie est vraisemblablement empruntée aux autres régions de la cellule : protoplasma, noyau et vacuole.

Nous ignorons complètement quelles sont les causes physico-chimiques internes qui déclenchent brusquement à l'automne ce phénomène d'évacuation d'azote chez les plantes ligneuses à feuilles caduques, mais il est vraisemblable que les modifications de pression osmotique et de nécrose se produisant dans les tissus des feuilles jaunissantes, interviennent dans le mécanisme de cette évacuation rapide : la déshydratation des tissus, l'accumulation des substances solubles, consécutive à l'arrêt des phénomènes de synthèse, tendent certainement à augmenter considérablement, dans la feuille en voie de jaunissement,

la concentration du milieu cellulaire. Le milieu physique interne de la tige ne variant pas sensiblement, on peut admettre qu'il se produit à ce moment, un renversement des conditions d'équilibre osmotique qui réglaient, jusqu'alors, les échanges de substances s'effectuant entre les feuilles et la tige : à mesure que les phénomènes de lyse et de déshydratation s'accroissent dans les tissus foliaires au cours du jaunissement, le courant ascendant cesserait peu à peu tandis que la diffusion, en sens inverse, des substances solubles, serait accélérée.

CHAPITRE III

LE DOSAGE DU SOUFRE ET DU PHOSPHORE DANS LES TISSUS VÉGÉTAUX. CONTROLE DES MÉTHODES EMPLOYÉES

I. — LES MÉTHODES DE DESTRUCTION DE LA SUBSTANCE ORGANIQUE

Le soufre et le phosphore existent dans les tissus végétaux à l'état minéral et à l'état organique.

Sous forme organique, le soufre entre dans la constitution de la cystine, de la taurine, des acides sulfo-conjugués ; le phosphore contribue à former les nucléines, les lécithines, les substances du groupe phytique ; l'un ou l'autre de ces composés ne faisant jamais complètement défaut dans la matière vivante.

Pour doser le soufre et le phosphore dans la substance organique, végétale ou animale, il faut amener ces deux métalloïdes à l'état d'acide sulfurique ou d'acide phosphorique en oxydant la substance ; une des difficultés consiste à éviter qu'au cours de cette oxydation il se produise une perte de soufre et de phosphore disparaissant sous forme de composés volatils. ·

On s'est longtemps contenté de détruire, au four à moufle, la poudre de substance végétale introduite dans un creuset de platine ou de porcelaine ; les deux éléments sont dosés à partir de la cendre résultant de la calcination ; dans la plupart des travaux dont nous avons parlé, même dans le plus récent, celui de E. TIEGS (136) paru en 1930, on a procédé ainsi. Divers auteurs, parmi lesquels BERTHELOT et ANDRÉ (4-5), ont signalé qu'une partie du soufre et du phosphore disparaît au cours de la calcination. GAROLA (21) estime que la perte en phosphore peut s'élever à 31 p. 100 ; la perte en soufre, d'après SILBER-

STEIN (55), atteint 52,1 p. 100 de la quantité initiale. En réalité, les pertes sont souvent moins élevées ; l'expérience nous a montré que, si elles sont toujours considérables pour le soufre, elles sont beaucoup moins importantes pour le phosphore quand l'incinération des tissus est conduite avec précaution ; c'est d'ailleurs ce que viennent de constater, dans un travail récent, GABRIEL BERTRAND et L. SILBERSTEIN (7) : d'après leurs résultats, la perte en phosphore est le plus souvent inférieure à 5 p. 100.

Pour éviter ces erreurs souvent considérables, on a proposé un grand nombre de méthodes moins défectueuses que la précédente. Nous énumérons ci-dessous la plupart d'entre elles, en indiquant rapidement le procédé d'oxydation, point essentiel du dosage. Quelle que soit la méthode employée, la substance minérale résultant de l'oxydation, est reprise par l'eau légèrement chlorhydrique ; la moitié de cette liqueur est additionnée de chlorure de baryum, l'acide sulfurique est précipité à l'état de sulfate ; le dosage du soufre se ramène donc ainsi à une pesée de sulfate de baryum. Dans l'autre moitié du liquide, on amène l'acide phosphorique à l'état de phosphate ammoniacomagnésien ; on transforme très généralement celui-ci, par calcination, en pyrophosphate de magnésium que l'on pèse.

On peut classer les méthodes d'oxydation de la substance organique en plusieurs groupes :

A. — MÉTHODES D'OXYDATION PAR LA VOIE HUMIDE.

B. — MÉTHODES D'OXYDATION PAR LA VOIE SÈCHE (MÉLANGES ALCA-
LINS).

C. — MÉTHODES MIXTES, COMBINANT DEUX PROCÉDÉS APPARTENANT
AUX GROUPES A ET B.

D. — MÉTHODES D'OXYDATION PAR COMBUSTION DE LA SUBSTANCE
DANS UN COURANT D'OXYGÈNE.

Dans chaque groupe, nous indiquerons en premier lieu les méthodes le plus fréquemment utilisées.

A. — MÉTHODES D'OXYDATION PAR LA VOIE HUMIDE

La méthode de CARIUS (10) est celle qui offre le plus de garanties d'exactitude ; elle consiste à oxyder la matière organique

par l'acide nitrique fumant, dans un tube scellé, à une température variant entre 150° et 300°, suivant que les substances sont plus ou moins difficilement oxydables.

RUPP (30), utilisant la méthode précédente, introduit, dans le tube, un sel de baryum en même temps que l'acide nitrique fumant.

WEIDENBUSCH (65) détruit la substance à l'air libre par l'acide nitrique, en présence de nitrate de baryum.

FRAPS (19) recommande la technique suivante : chauffer au bain-marie 3 g. de matière avec 20 centimètres cubes d'acide nitrique concentré ; après évaporation partielle, ajouter 10 centimètres cubes d'une solution de nitrate de potassium à 3 p. 100 ; évaporer à sec ; incinérer le résidu.

KONSCHEGG (34) se sert de l'acide nitrique fumant et de 1 ou 2 centimètres cubes d'une solution de nitrate de potassium au vingtième.

PEARSON (43) oxyde la matière organique en la chauffant dans une capsule de porcelaine avec de l'acide nitrique et du chlorate de potassium.

MESSINGER (39) détruit la substance par la potasse et le permanganate de potassium en solution aqueuse ; HENNINGER (26) à l'aide d'une solution aqueuse de bioxyde de sodium.

RIVOT, BEUDAN et DAGUIN (47) soumettent le produit à analyser à l'action prolongée de l'acide nitrique, ajoutent de la lessive de potasse et font passer, dans cette liqueur, un courant de chlore.

JOULIE (31) introduit 5 g. de substance végétale dans un matras de 1/2 litre de capacité, ajoute 2 g. de carbonate ou de nitrate de potassium, puis 40 centimètres cubes d'acide nitrique fumant, et chauffe au bain de sable pendant une dizaine d'heures. Le contenu du matras est alors transvasé dans une capsule de platine, évaporé à sec au bain de sable, puis calciné au bunsen. C'est la méthode que nous avons utilisée dans nos recherches, en la modifiant légèrement dans ses détails, surtout en remplaçant, au début de la destruction, l'acide nitrique fumant, rarement exempt d'acide sulfurique, par l'acide nitrique ordinaire, beaucoup plus pur.

B. — MÉTHODES D'OXYDATION PAR LA VOIE SÈCHE

VOLHARD (61) cite un procédé très utilisé actuellement qui consiste à détruire la substance organique par un mélange de carbonate de sodium et de nitrate de potassium en la chauffant dans un creuset de porcelaine.

LIEBIG (37), WALTHER (62), VERDEIL (59) se servent d'un creuset d'argent et oxydent la substance par l'hydroxyde et le nitrate de potassium. RULING (49) utilise aussi la potasse et le salpêtre.

KOLBE (32) emploie un mélange oxydant composé de 8 parties de carbonate de sodium et d'une partie de chlorate de potassium.

HÖLAND (30) opère comme l'auteur précédent mais en remplaçant le carbonate de sodium par le carbonate de baryum.

ASBOTH (1), EDINGER (15), traitent 1 g. de substance pulvérisée, introduite dans un creuset de nickel, par un mélange oxydant formé de 5 g. de bioxyde de sodium et de 10 g. de carbonate de sodium calciné.

WARUNIS (64) indique une modification à la méthode d'ASBOTH : il oxyde 0,4 g. de substance, dans un creuset d'argent par 10 g. de potasse et 5 g. de bioxyde de sodium.

FOLLIN (18) utilise aussi le bioxyde de sodium.

Dans tous ces procédés au bioxyde de sodium, le produit de la destruction est repris par l'eau de brome et l'acide chlorhydrique ; le brome est chassé par évaporation.

BENEDICT (3) oxyde la matière organique par le nitrate de cuivre et le chlorate de potassium.

SCHREIBER (54) utilise une solution obtenue en dissolvant 100 g. de nitrate de sodium et 150 g. de soude caustique dans 300 centimètres cubes d'eau distillée ; 10 centimètres cubes de cette liqueur sont introduits dans un creuset de nickel avec 1 g. de substance à détruire et 5 g. de nitrate de magnésium ; le tout est desséché à 130° puis chauffé progressivement à une température plus élevée.

SADTLER (52) recommande un mélange à parties égales de magnésie et de carbonate de sodium. Pour éviter les pertes de produits sulfurés volatils, il effectue la destruction dans un petit

creuset de platine introduit et retourné dans un autre creuset de plus grandes dimensions qu'on remplit complètement du mélange oxydant.

FAHLBERG et ILES (16) utilisent la potasse caustique.

PIRIA (44) emploie un mélange oxydant composé d'une partie de salpêtre et de 2 parties de tartrate de potassium.

LÖWIG (38) oxyde la matière organique par un mélange de salpêtre et de carbonate de baryum.

DEBUS (12) calcine en présence de carbonate de sodium et de bichromate de potassium.

RUSSEL (51) utilise le carbonate de sodium et l'oxyde de mercure.

OTTO (42), GINTL (23) recommandent le chromate de cuivre.

DE KONINCK et NIHOUL (33) chauffent la substance organique, mélangée de chaux nitrée, dans un tube à combustion.

C. — MÉTHODES MIXTES

HENRIQUES (27) (28) recommande la technique suivante qu'il applique au dosage du soufre dans les substances organiques, dans le caoutchouc en particulier : dans une capsule de porcelaine recouverte d'un verre de montre et contenant environ 10 centimètres cubes d'acide nitrique fumant, chauffé au bain-marie, on introduit par petites portions, pour éviter les projections dues à la violence de l'attaque, 1 g. de substance finement divisée. L'attaque étant terminée, on chauffe de nouveau pendant un certain temps, au bain-marie, jusqu'à ce que le contenu devienne sirupeux. On ajoute encore 20 centimètres cubes d'acide nitrique fumant ; on chauffe de nouveau pour revenir à la consistance sirupeuse. La deuxième partie de l'opération s'effectue comme suit : on mélange intimement le résidu à 5 g. environ d'un oxydant formé de carbonate de sodium et de salpêtre (dans la proportion de 5 à 3). On chauffe d'abord au bain-marie pour chasser l'acide carbonique, puis au bunsen, sur une très petite flamme qu'on élève progressivement. L'attaque étant terminée, on laisse refroidir, on dissout dans l'eau chaude, on filtre. L'acide sulfurique est amené, par le procédé

classique, à l'état de sulfate de baryum. D'après l'auteur, la méthode peut être facilement modifiée dans ses détails et peut trouver un emploi général, même pour les substances volatiles ou très pauvres en composés sulfurés. G. BERTRAND (6) appliqua également cette méthode au dosage du soufre dans le caoutchouc, en modifiant la proportion des sels alcalins employés comme oxydant. Au cours de ces dernières années, G. BERTRAND et L. SILBERSTEIN l'ont fréquemment utilisée pour le dosage du soufre dans les sols et dans les tissus végétaux.

HAMMARSTEN (25) commence également la destruction par l'acide nitrique et la termine par le carbonate de sodium, dans un creuset d'argent.

STOCKHOLM et KOCH (56) opèrent d'une manière inverse en chauffant d'abord la substance au bain-marie, dans un creuset de nickel avec 10 centimètres cubes d'une solution de soude à 10 p. 100 jusqu'à consistance sirupeuse; le contenu du creuset est transvasé dans une fiole de KJELDAHL et l'oxydation est terminée par l'acide nitrique fumant et 40 à 50 gouttes de brome.

D. — COMBUSTION DANS UN COURANT D'OXYGÈNE

La méthode de BERTHELOT et ANDRÉ (4) (5) a été considérée comme l'une des meilleures. Elle consiste à brûler le produit, préalablement desséché à 100°, dans un courant d'oxygène; les gaz sulfurés issus de la combustion sont retenus par du carbonate de potassium ou de sodium remplissant une longue colonne. Après refroidissement le contenu du tube est dissous dans l'eau légèrement chlorhydrique. C'est dans cette liqueur que l'on précipite l'acide sulfurique et l'acide phosphorique.

BARLOW (2) modifie le tube à combustion utilisé par les auteurs précédents et prétend obtenir une oxydation plus complète de la substance organique.

ZULKOWSKY et LEPÉZ (66) brûlent la substance dans un courant d'oxygène en présence de platine pulvérisé.

DENNSTEDT (13) réalise une combustion identique, mais il capte les gaz par un mélange de bioxyde de plomb et de carbonate de sodium contenu dans une nacelle introduite dans le tube à combustion.

WARREN (63) utilise aussi le bioxyde de plomb.

BRÜGELMANN (9) retient les gaz sulfurés par un mélange de chaux et de soude.

SAUER (53) les recueille dans l'acide chlorhydrique bromé.

MIXTER (41) effectue la combustion dans un courant d'oxygène et de vapeurs de brome.

L'étude des variations du soufre et du phosphore, chez les végétaux, nécessitait un grand nombre de dosages dans différents organes; nous avons recherché une méthode de destruction de la matière organique, assez pratique pour nous permettre d'opérer en série, présentant des garanties d'exactitude suffisantes et capable de réaliser l'oxydation d'une quantité de substance végétale, desséchée à l'étuve, correspondant à un poids de 3 ou 4 grammes. La multiplicité des méthodes que nous venons d'énumérer, et dont la liste n'est d'ailleurs pas complète, nous invite à la prudence dans le choix de l'une d'entre elles, car, ainsi que le remarquent fort justement de KONINCK et NIHOUL (33) « les moyens proposés pour le dosage d'une matière déterminée sont d'autant plus nombreux qu'ils sont moins satisfaisants ».

La méthode de CARIUS (10) est certainement l'une des plus sûres; mais elle est d'un emploi très délicat; par suite, il est impossible de l'utiliser pour des dosages nombreux. D'ailleurs HÖLAND (30) remarque qu'elle ne peut être employée lorsque la substance à oxyder est très riche en carbone; on est alors obligé de détruire moins d'un gramme de matière si l'on veut éviter l'explosion du tube scellé.

Les méthodes par fusion à sec ne présentent pas suffisamment de garanties; HENRIQUES (27) (28), G. BERTRAND (6), HAMMARSTEN (25) sont unanimes à condamner ces procédés, les résultats étant faussés par des pertes importantes de produits sulfurés. D'autre part, étant donné la grande quantité de substance végétale (3 à 4 g.) que nous avons à traiter dans chaque dosage, il nous a semblé impossible de terminer une oxydation par fusion à sec en évitant les projections; pour cette raison, nous avons également écarté de notre choix les méthodes mixtes.

Les méthodes de destruction de la substance dans un courant d'oxygène exigent une manipulation trop longue, surtout lorsqu'on doit effectuer un très grand nombre d'analyses. Mais elles présentent un inconvénient bien plus grave. L'une d'entre elles, considérée comme la meilleure, celle de BERTHELOT et ANDRÉ (4) (5), ne peut pas convenir, au moins pour le dosage du soufre. Les sels alcalins introduits dans le tube à combustion et repris par l'eau après refroidissement sont en quantité considérable; le sulfate de baryum précipité dans cette liqueur n'est jamais pur, il adsorbe des éléments empruntés à l'énorme quantité de sels étrangers en présence. ANDRÉ essaya, sans y parvenir, de débarrasser le précipité de cette surcharge en le lavant pendant plusieurs jours à l'eau chlorhydrique chauffée au bain-marie. L'auteur dut finalement abandonner sa méthode. D'ailleurs, il suffit d'examiner le mémoire original de BERTHELOT et ANDRÉ pour douter de l'exactitude de leurs résultats : dans leurs analyses de contrôle, ils traitent le même poids de terre végétale, d'une part en appliquant leur méthode, d'autre part en utilisant la méthode d'oxydation par l'acide nitrique. Si l'on admet que leur méthode de combustion dans un courant d'oxygène fournit le dosage exact du soufre, les chiffres publiés montrent que, par la destruction nitrique, il s'est produit une perte s'élevant à 85 p. 100 de la quantité initiale de soufre. Cette perte considérable est surprenante, car, même par la calcination au four à moufle, la perte est généralement beaucoup moins forte ; or il faut admettre que la destruction nitrique est un progrès par rapport à la calcination au moufle. Les auteurs se sont probablement trouvés en présence de la surcharge remarquée par l'un d'eux dans ses dosages ultérieurs.

Deux causes d'erreurs peuvent donc intervenir pour fausser les résultats d'un dosage : d'une part l'oxydation incomplète de la substance organique, entraînant une perte de soufre, d'autre part, l'adsorption d'éléments étrangers par le sulfate de baryum, se traduisant au contraire par une différence en trop. Cela nous amène à envisager la difficulté d'obtenir, dans une solution complexe, un précipité pur de sulfate de baryum. Les résultats sont-ils faussés par les sels étrangers en présence desquels on précipite l'acide sulfurique ? VERDEIL (59), en détrui-

sant la substance par la potasse et le salpêtre, signale qu'il est très difficile de purifier le précipité de sulfate de baryum par lavage à l'eau; après calcination, il le traite par l'acide chlorhydrique dilué, filtre, lave à l'eau, calcine et pèse de nouveau. CARIUS (10), FRESENIUS (20) insistent sur la même difficulté. GILL et GRINDLEY (22) rapportent que, dans une solution de sulfate de sodium, la présence de nitrate de potassium provoque une surcharge importante, et que le chlorure de sodium, d'ailleurs en proportion non définie, annule cette influence. VAN'T KRUY (58) indique que différents sels dissous dans un liquide, en particulier les sels de potassium, de sodium, de magnésium, troublent le dosage du soufre, ces composés se retrouvant dans le sulfate de baryum formé sans qu'on puisse les éliminer par des lavages ordinaires.

De ces observations, on peut conclure que le dosage du soufre, opération qui semble très simple, est en réalité difficile à réaliser correctement, car selon la complexité de la solution minérale dans laquelle prend naissance le sulfate de baryum, la masse du sel formé varie selon l'adsorption plus ou moins importante des éléments étrangers en présence.

Ces faits nous conduisent à douter des conclusions d'un certain nombre d'auteurs, relatives à l'exactitude de la méthode qu'ils préconisent. Dans leurs analyses de contrôle, la plupart d'entre eux détruisent des poids équivalents d'une même substance organique, par plusieurs méthodes différentes; les dosages terminés, ils admettent que la meilleure méthode est celle qui a fourni le poids le plus élevé de sulfate de baryum. C'est ainsi que raisonnent, par exemple, STOCKHOLM et KOCH (36), BARLOW (2). Ce dernier auteur compare sa méthode d'oxydation à plusieurs autres, en particulier à celle de BERTHELOT et ANDRÉ (4), à celle de FRAPS (19) et au procédé de VOLHARD (61) (par fusion à sec). Dans chaque essai, il traite la même quantité de substance végétale (Moutarde) et obtient les poids de sulfate de baryum indiqués ci-après.

Par la méthode de BARLOW	Par la méthode de BERTHELOT et ANDRÉ	Par la méthode de FRAPS	Par fusion à sec ($\text{NO}^3\text{K} + \text{CO}^3\text{Na}^2$)
g. 2,885	g. 4,846	g. 2,460	g. 4,500

La méthode de BERTHELOT et ANDRÉ a été abandonnée parce qu'elle donne des résultats trop forts, aussi on ne peut que s'étonner du poids relativement élevé trouvé par BARLOW en appliquant sa propre méthode ; on doit craindre qu'il ait pesé un précipité impur.

D'autres auteurs contrôlent leur méthode en détruisant un poids exactement déterminé d'une substance organique sulfurée chimiquement pure ; DEBUS (12) opère sur du soufre purifié, sur le sulfocarbamate d'éthyle ; FAHLBERG et ILES (16) sur l'acide toluïque sulfamine ; ASBOTH (1) sur le sulfocyanure de potassium. Mais le fait de vérifier qu'une méthode convient au dosage du soufre dans un composé organique de structure relativement simple, comme ceux que nous venons de citer, ne signifie pas qu'elle est applicable à d'autres substances organiques, et en particulier aux tissus végétaux où les noyaux sulfurés sont engagés dans l'énorme molécule protéique. Il existe d'ailleurs dans la substance végétale des quantités parfois très importantes de glucides, de lipides, de silice qui favorisent, au cours de l'oxydation, ainsi que l'ont indiqué FLEURENT et LEVI (17), la disparition du phosphore et probablement aussi celle du soufre. D'autre part, la destruction d'un fragment d'organe végétal étant effectuée, on est amené à précipiter l'acide sulfurique dans une liqueur relativement complexe et l'on ignore quels seront les effets des différents constituants de ce complexe sur la pureté du sulfate de baryum formé.

En résumé, pour affirmer qu'une méthode d'oxydation convient aux tissus végétaux, il est indispensable d'effectuer sur ceux-ci une vérification semblable à celles qui ont été faites sur les substances organiques simples, comme le sulfocarbamate d'éthyle sur lequel opéra DEBUS (12) par exemple ; autrement dit, on doit connaître à l'avance, avant de soumettre le pro-

duit à la destruction, les quantités de soufre et de phosphore contenues dans un échantillon donné de matière végétale.

Nous y sommes arrivés par le procédé suivant que nous a proposé M. le Professeur MOLLARD : nous avons effectué des semis, à partir de spores de *Sterigmatocystis nigra*, dans un liquide sucré, de composition minérale connue, et dont le volume est exactement mesuré. Dans les conditions habituelles d'asepsie et de température, on obtient au bout de 48 heures, un mycélium bien développé, dont le poids de substance sèche varie de 2,5 g. à 3,5 g. (on sait que l'apport de soufre et de phosphore, lors du semis, dans le milieu de culture, est pratiquement négligeable, étant donné le poids extrêmement faible des conidies introduites). En détruisant l'ensemble de la culture (liquide nutritif et mycélium) par la méthode d'oxydation que l'on désire contrôler, en dosant le soufre et le phosphore sur le résultat de cette destruction, on pourra affirmer que la méthode est bonne si l'on retrouve la totalité du soufre et du phosphore introduits dans la solution de culture primitive sous forme minérale, une partie de ces deux éléments ayant été amenée à l'état organique par le champignon lui-même.

Nous avons fait choix, dans nos recherches, de la méthode décrite par H. JOULIE (31), consistant à détruire la substance organique par l'acide nitrique additionné de quelques grammes de carbonate ou de nitrate de potassium ; nous l'avons modifiée suivant les indications de G. ANDRÉ qui l'utilisa lui-même pendant plus de vingt ans. Nous exposons, dans ce qui suit, les résultats auxquels nous sommes parvenus, en contrôlant cette méthode ainsi qu'il vient d'être indiqué. Les essais qui vont suivre ont été effectués en collaboration avec A. CRÉPIN qui emploie également la méthode pour le dosage du soufre dans le *Sterigmatocystis nigra*.

II. — LE DOSAGE DU SOUFRE ET DU PHOSPHORE SUR LE PRODUIT D'UNE DESTRUCTION NITRIQUE. CONTRÔLE DE LA MÉTHODE

PRÉPARATION DES CULTURES. — Les solutions nutritives ont été établies d'après la formule de MOLLARD. Pour chaque culture,

nous avons employé le liquide suivant, introduit dans une fiole conique d'un litre :

Nitrate d'ammonium	0 g. 7126
Phosphate monopotassique	0 g. 1888
Sulfate ferreux sec.	0 g. 0046
— de magnésium.	0 g. 0800
— de zinc	0 g. 0092
Saccharose	9 g. 332
Eau distillée q. s. pour	200 cc.

La quantité de phosphore contenue dans ce volume de solution correspond à 0 g. 1544 de $P^2O^7Mg^2$ ou à 0 g. 0984 de P^2O^5 ; la quantité de soufre à 0 g. 0902 de SO^4Ba (formes sous lesquelles les deux éléments ont été dosés).

Chaque fiole est bouchée au coton, stérilisée à l'autoclave pendant 30 minutes, à 120° ; le liquide estensemencé aseptiquement; la fiole est placée dans l'étuve à 36° . Après 48-50 heures de séjour à l'étuve, le champignon bien développé atteint un poids de substance sèche variant entre 2 g. 5 et 3 g. 5.

Les essais de dosage du soufre et du phosphore que nous avons entrepris sur l'ensemble de chaque culture comprennent deux opérations : la destruction ou minéralisation de la culture, le dosage proprement dit des deux éléments considérés. Nous exposerons nos différents essais dans l'ordre où nous les avons effectués.

PREMIER ESSAI

Tout le contenu de la fiole (mycélium et liquide nutritif) est introduit dans un ballon à extraction d'un litre; celui-ci est placé au bain-marie jusqu'à évaporation complète du liquide. Le résidu sec, mélangé à 3 g. de nitrate de magnésium est détruit par l'acide nitrique, suivant la technique que nous exposerons en détail à propos du troisième essai. La destruction étant terminée, le résidu minéral est dissous dans l'acide chlorhydrique concentré, puis évaporé à sec; on recommence plusieurs fois cette opération; on reprend par l'eau très légè-

rement chlorhydrique, on filtre ; par addition d'eau distillée, on porte à un volume déterminé que l'on partage en deux parties égales ; dans l'une, l'acide sulfurique est précipité à l'état de sulfate de baryum, en prenant les précautions d'usage ; dans l'autre, l'acide phosphorique est amené sous forme de phosphate ammoniaco-magnésien, transformé par calcination en pyrophosphate de magnésium que l'on pèse.

Dans ce premier essai, le sulfate de baryum obtenu dans les conditions habituelles, lavé soigneusement à l'eau bouillante, desséché et calciné, nous fournit des pesées beaucoup trop fortes, ainsi que l'indiquent les nombres réunis dans le tableau VI. Après cette première pesée, le précipité mis à digérer pendant plusieurs heures, au bain-marie, dans l'acide chlorhydrique dilué, est filtré, lavé à l'eau distillée bouillante, calciné et pesé de nouveau. A la suite de ce traitement les poids de sulfate de baryum obtenus furent toujours plus faibles que les poids calculés théoriquement, mais la différence restait dans les limites permises des erreurs d'analyse.

TABLEAU VI

	SO ⁴ Ba			Erreur p. 100	P ² O ⁵ Mg ²		Erreur p. 100
	Pesé après lavage ordinaire	Pesé après lavage chlor- hydrique	Théo- rique		Pesé	Théo- rique	
	mg.	mg.	mg.		mg.	mg.	
Culture n° 1	120	88	90,2	— 2,43	168	154,4	+ 8,80
Culture n° 2	134	88	90,2	— 2,43	154	154,4	— 0,25
Culture n° 3	130	87	90,2	— 3,54	157	154,4	+ 1,68
Culture n° 4	124	86	90,2	— 4,65	132	154,4	— 14,50

On voit que les sels étrangers adsorbés par le sulfate de baryum, ne disparaissant pas par lavage ordinaire à l'eau bouillante, provoquent une différence en trop qui peut s'élever à 50 p. 100. On remarquera, d'autre part, que les résultats concernant l'acide phosphorique sont tout à fait irréguliers ;

ils montrent à quelles erreurs importantes on s'expose en utilisant la méthode de dosage par pesée à l'état de pyrophosphate de magnésium sur le produit d'une destruction nitrique.

Les nombreuses cultures que nous avons analysées ensuite et dans les mêmes conditions que précédemment, nous donnèrent des résultats comparables : une surcharge constante atteignant 40 ou 50 p. 100 du poids théorique de sulfate de baryum ; les dosages d'acide phosphorique nous fournirent une moyenne de trois résultats satisfaisants pour un résultat aberrant.

Nous avons, d'autre part, diminué la quantité de nitrate de magnésium (3 g.) mélangé à l'acide nitrique utilisé pour la destruction, en ramenant la dose à 1 g. 5 ; dans ces conditions, il nous fut encore impossible d'obtenir un précipité pur de sulfate de baryum ; la surcharge fut cependant plus faible : 13 p. 100 au lieu de 50 p. 100 précédemment.

DEUXIÈME ESSAI

Pour éviter le lavage du sulfate de baryum par l'acide chlorhydrique, autrement dit pour essayer d'obtenir directement un précipité pur, nous avons remplacé le nitrate de magnésium par une même quantité (3 g. ou 1 g. 5) de nitrate de potassium. En outre, pour effectuer un contrôle plus satisfaisant, nous avons dosé le soufre et le phosphore séparément dans le mycélium d'une part, après détermination du poids de la substance sèche, et d'autre part dans le liquide. Mycélium et liquide de culture furent détruits séparément par l'acide nitrique, en présence de nitrate de potassium. L'acide phosphorique, comme dans le premier essai, a été amené à l'état de phosphate ammoniaco-magnésien et pesé en pyrophosphate, mais avec précipitation préalable sous forme de phosphomolybdate d'ammonium. Dans le tableau VII nous reproduisons les résultats obtenus :

TABLEAU VII

	Volume du liquide nutritif	Sub- stance sèche	SO·Ba			Erreur p. 100	P ² O·Mg ²		Erreur p. 100
			Pesé après lavage ordinaire	Pesé après lavage chlor- hydrique	Théo- rique		Pesé	Théo- rique	
Culture n° 5	cc. 200	g. 4,332	Dans le mycélium 62	mg. 88	mg. 90,2	— 2,43	Dans le mycélium 134	mg. 154,4	+ 2,33
			Dans le liquide . 26				Dans le liquide . 24		
Culture n° 6	200	3,458	Dans le mycélium 38	86	90,2	— 4,65	Dans le mycélium 78	150	— 2,84
			Dans le liquide . 48				Dans le liquide . 72		
Culture n° 7	200	3,332	Dans le mycélium 40	86	90,2	— 4,65	Dans le mycélium 82	178	+ 45,38
			Dans le liquide . 46				Dans le liquide . 96		
Culture n° 8	200	3,402	Dans le mycélium 40	85	90,2	— 5,76	Dans le mycélium 76	150	— 2,84
			Dans le liquide . 45				Dans le liquide . 74		
Culture n° 9	450	2,735	Dans le mycélium 34	65	67,6	— 4,00	Dans le mycélium 62	130	+ 12,26
			Dans le liquide . 34				Dans le liquide . 68		

L'emploi du nitrate de potassium permet donc d'obtenir un précipité de sulfate de baryum pur, le lavage dans l'acide chlorhydrique dilué, après lavage ordinaire et calcination, ne causant aucune diminution de poids. Quant au dosage de l'acide phosphorique, on observe que deux résultats sur cinq sont trop forts : 15,2 p. 100 en trop dans un cas, 12,2 p. 100 dans l'autre.

TROISIÈME ESSAI

Ici, nous avons abandonné la technique comportant la pesée du pyrophosphate de magnésium pour adopter le dosage volumétrique par l'acétate d'urane. D'autre part, dans cette série de cultures, nous avons évalué les quantités de soufre et de phosphore contenues dans le liquide et dans le mycélium, mais en séparant, dans celui-ci, les composés du soufre et du phosphore insolubles des composés solubles dans l'acide trichloracétique dilué. Nous indiquons ci-dessous, en détail, la technique que nous avons suivie pour effectuer : *a*) LA SÉPARATION DES DEUX FORMES DE SOUFRE ET DE PHOSPHORE, *b*) LA DESTRUCTION NITRIQUE, *c*) LES DOSAGES PROPREMENT DITS.

a) *Séparation des composés du soufre et du phosphore insolubles et acido-solubles.* — Au sortir de l'étuve à 36°, le contenu de chaque fiole conique (liquide de culture et mycélium) est versé sur une toile fine, faisant fonction de filtre, placée dans un entonnoir large. Le mycélium, restant sur la toile, est lavé avec 200 centimètres cubes d'eau distillée, puis essoré par torsion dans la toile; liquide de culture et eaux de lavage sont recueillis dans un ballon à extraction d'un litre; celui-ci est placé au bain-marie jusqu'à évaporation complète; le résidu sec est prêt à subir la destruction nitrique.

Le mycélium, dégagé de la toile, est introduit dans un flacon taré, puis placé à l'étuve à 100° pendant 24 heures. Le poids de la substance sèche étant déterminé, le mycélium est pulvérisé finement au mortier.

La poudre obtenue est soumise au traitement suivant : dans le mortier où s'est effectuée la pulvérisation, on introduit un volume de solution aqueuse d'acide trichloracétique à 10 p. 100,

suffisant pour recouvrir la poudre (20 cc.) ; on laisse macérer à froid pendant une heure en triturant de temps en temps ; le contenu du mortier est jeté sur un entonnoir de BÜCHNER ajusté sur une fiole à vide et muni d'un filtre serré, en prenant bien soin qu'aucun fragment mycélien ne reste dans le mortier : on essore à la trompe. Le résidu sec restant dans l'entonnoir est recouvert de nouveau avec 10 centimètres cubes de solution trichloracétique ; après une demi-heure de contact, on procède à un nouvel essorage. On répète cette seconde opération avec 20 centimètres cubes de solution trichloracétique. Dans ces conditions les composés phosphorés et sulfurés solubles passent dans la solution acide, le phosphore et le soufre insolubles restent dans les tissus, sur le filtre, dans l'entonnoir de BÜCHNER. Le filtrat trichloracétique est introduit dans un second ballon à extraction d'un litre, placé au bain-marie jusqu'à dessiccation complète. Le filtre contenant la poudre mycélienne est étalé dans un entonnoir large. A l'aide d'un jet d'eau chaude, produit par une pissette, la poudre est introduite dans un troisième ballon à extraction qui est également placé au bain-marie jusqu'à évaporation complète.

b) *Destruction nitrique*. — Le résidu sec, contenu dans chacun des trois flacons, est traité selon la technique suivante : introduire dans le ballon 20 centimètres cubes d'acide nitrique pur ($D = 1,19$) dans lesquels sont dissous 1 g. 5 de nitrate de potassium pur. Placer le ballon, recouvert d'un entonnoir de grandeur appropriée sans tube d'écoulement, au bain de sable chauffé par une flamme très réduite (on règle le gaz une fois pour toutes de manière que la température, à la surface du bain, atteigne, 120° - 140°). Dans ces conditions l'attaque très vive au début, n'est accompagnée d'aucune projection. Laisser au bain de sable pendant 1 heure $1/2$. Retirer l'entonnoir, jusqu'à ce que le résidu soit presque sec. Ajouter 15 centimètres cubes d'acide nitrique pur ($D = 1,19$) ; replacer l'entonnoir et laisser encore 1 heure $1/2$ au bain de sable. Enlever de nouveau l'entonnoir ; laisser venir presque à sec, ajouter 10 centimètres cubes d'acide nitrique pur ($D = 1,19$) ; chauffer comme précédemment pendant 1 heure $1/2$. Effectuer un 4^e et un 5^e traitement semblables mais en introduisant,

cette fois, dans le vase, 5 centimètres cubes d'acide nitrique fumant pur ($D = 1,49$). On laisse aller franchement à sec sur le bain de sable. Dissoudre le contenu du vase dans l'eau distillée bouillante additionnée de quelques gouttes d'acide nitrique. Verser la dissolution dans un creuset de porcelaine de 50 centimètres cubes environ. Evaporer à sec au bain de sable ou mieux au bain-marie. Enfin calciner au bunsen, au-dessus d'une toile métallique. Il y a lieu de surveiller attentivement cette dernière opération : si la substance organique n'est pas encore entièrement détruite, la masse du sel, au début, brunit légèrement ; dans ce cas, on retire le creuset de la flamme, on laisse refroidir, on introduit 5 centimètres cubes d'acide nitrique fumant pur dans le creuset et on place celui-ci au bain de sable jusqu'à dessiccation complète. On calcine de nouveau. Après refroidissement, introduire dans le creuset 10 centimètres cubes d'acide chlorhydrique pur ; évaporer à sec au bain-marie. Effectuer un deuxième traitement semblable ; ces deux évaporations, en présence d'acide chlorhydrique, ont pour but d'insolubiliser la silice, éventuellement empruntée au verre du ballon pendant la destruction, et de chasser complètement l'acide nitrique qui gêne la précipitation du sulfate de baryum. Le résidu est dissous dans l'eau distillée bouillante à laquelle on ajoute 7 à 8 gouttes d'acide chlorhydrique pur. Filtrer. Recueillir le filtrat dans un flacon jaugé à 100 centimètres cubes. Laver le filtre plusieurs fois, à l'eau distillée bouillante. Après refroidissement, compléter jusqu'au trait de jauge avec de l'eau distillée. Agiter. Partager la liqueur en deux parties égales de 50 centimètres cubes ; l'une est utilisée pour le dosage de l'acide sulfurique, l'autre pour celui de l'acide phosphorique.

c) *Dosages du soufre et du phosphore.* — Les 50 centimètres cubes de liquide destinés au dosage de l'acide sulfurique sont portés, dans un vase de 250 centimètres cubes, à une température voisine de l'ébullition ; on ajoute goutte à goutte 4 centimètres cubes de chlorure de baryum à 10 p. 100 ; on abandonne le vase sur une petite flamme, pendant une demi-heure environ, jusqu'à ce que le précipité soit complètement déposé ; à ce moment, le liquide surnageant doit être parfaitement

limpide ; on filtre, on lave à l'eau distillée bouillante, en prenant les précautions habituelles pour éviter le passage du précipité très fin à travers le filtre. Après dessiccation à l'étuve, le filtre, contenant le précipité, est calciné dans un creuset de platine. On pèse.

Dans l'autre partie de la liqueur (50 cc.) le phosphore est précipité à l'état de phosphate ammoniaco-magnésien, puis dosé volumétriquement par l'acétate d'urane.

Nous indiquons dans les tableaux VIII et IX les résultats que nous avons obtenus.

Cet essai nous permet d'obtenir des résultats satisfaisants : la perte la plus importante que nous puissions relever est inférieure à 5 p. 100 du poids théorique de soufre contenu dans une culture ; le dosage du phosphore est encore plus précis puisque la plus forte différence est à peine supérieure à 2 p. 100.

Nous avons d'ailleurs recherché quelle pouvait être l'influence du chauffage au gaz d'éclairage sur l'exactitude des résultats que nous venons d'examiner. Différents auteurs — PRICE (46), GUNNING (24), BINDER (8), MEYER (40), LIEBEN (36), G. BERTRAND (6) — ont montré, en effet, qu'il fallait abandonner le chauffage au gaz lorsqu'on utilise certaines méthodes de dosage du soufre, car les produits volatils sulfurés, issus de la combustion du gaz, faussent les résultats en se fixant sur les sels utilisés pour l'oxydation de la substance. Nous avons effectué trois dosages à blanc, en même temps que les dernières analyses. La quantité de sulfate de baryum trouvée dans l'ensemble de ces trois dosages a été d'un demi-milligramme. Cette absence de surcharge appréciable due au gaz s'explique d'abord par la forme très haute des vases que nous avons employés et que nous avons recouverts d'un entonnoir pendant toute la durée de la destruction, ensuite, par la faible quantité de sel utilisée ; on comprend que l'absorption des produits sulfurés volatils issus de la flamme est d'autant moins grande que la masse de sel employée est moins importante.

L'impureté de l'acide nitrique utilisé pour la destruction est une cause d'erreur bien plus grave. Au début du travail que nous venons d'exposer, nous avons été longuement retardés

TABLEAU VIII

	Volume du liquide nutritif		Poids de substance sèche	Quantité de SO ⁴ Ba trouvée à l'analyse		SO ⁴ Ba théorique	Erreur p. 100	Soufre p. 100 de substance sèche
	cc.	g.		mg.	mg.			
Culture n° 10 49 heures à l'étuve, début de noircissement des spores	200	2,476	Dans le liquide	54	90,2	-1,33	0,19	
Dans le {Extrait trichlorac.			15					
mycélium {Résidu			20					
Dans l'ensemble de la culture			89					
Culture n° 11 49 heures à l'étuve, début de noircissement des spores	200	2,754	Dans le liquide.	50	90,2	-2,44	0,19	
Dans le {Extrait trichlorac.			14					
mycélium {Résidu			24					
Dans l'ensemble de la culture			88					
Culture n° 12 53 heures à l'étuve, début de noircissement des spores	200	2,797	Dans le liquide.	53	90,2	-1,33	0,18	
Dans le {Extrait trichlorac.			16					
mycélium {Résidu			20					
Dans l'ensemble de la culture			89					
Culture n° 13 53 heures à l'étuve, début de noircissement des spores	200	2,632	Dans le liquide.	52	90,2	2,44	0,19	
Dans le {Extrait trichlorac.			16					
mycélium {Résidu			20					
Dans l'ensemble de la culture			88					
Culture n° 14 53 heures à l'étuve, début de noircissement des spores	200	3,045	Dans le liquide.	47	90,2	-4,85	0,18	
Dans le {Extrait trichlorac.			14					
mycélium {Résidu			25					
Dans l'ensemble de la culture			86					

TABLEAU IX

	Volume du liquide nutritif		Poids de substance sèche	Quantité de P_2O_5 trouvée à l'analyse		P_2O_5 théorique	Erreur p. 100	Phosphore p. 100 de substance sèche
	cc.	g.			mg.			
Culture n° 10	200	2,476		Dans le liquide.	47,6			
				Dans le (Extrait trichlorac. mycélium	34,8			
				Résidu	15,6			0,89
				Dans l'ensemble de la culture	98	98,4	-0,40	
Culture n° 11	200	2,754		Dans le liquide.	44			
				Dans le (Extrait trichlorac. mycélium	33,6			
				Résidu	19,6			0,85
				Dans l'ensemble de la culture	97,2	98,4	-1,20	
Culture n° 12	200	2,797		Dans le liquide.	48			
				Dans le (Extrait trichlorac. mycélium	33,2			
				Résidu	17,2			0,79
				Dans l'ensemble de la culture	98,4	98,4	0	
Culture n° 13	200	2,632		Dans le liquide.	48			
				Dans le (Extrait trichlorac. mycélium	35,2			
				Résidu	15,6			0,84
				Dans l'ensemble de la culture	98,8	98,4	+0,40	
Culture n° 14	200	3,045		Dans le liquide.	41,2			
				Dans le (Extrait trichlorac. mycélium	36,8			
				Résidu	20,4			0,82
				Dans l'ensemble de la culture	98,4	98,4	0	

pour avoir employé, sans l'avoir préalablement vérifié, de l'acide nitrique fumant étiqueté « pur, type Congrès 1922 », qui contenait par litre une quantité d'acide sulfurique correspondant à 1 g. environ de sulfate de baryum.

III. — LE DOSAGE DE FAIBLES QUANTITÉS DE PHOSPHORE DANS LES TISSUS VÉGÉTAUX

Le dosage du phosphore par l'acétate ou le nitrate d'urane, après destruction nitrique des cultures de *Sterigmatocystis*

nigra, nous a donné d'excellents résultats. Pour l'analyse des jeunes Hêtres constituant notre matériel d'étude, cette méthode fut malheureusement inutilisable étant donné les très faibles quantités de phosphore — souvent inférieures au milligramme — contenues dans nos prises d'essai ; il est en effet impossible d'obtenir un virage net des sels d'urane dans une liqueur qui renferme moins de 2 mg. de phosphore.

En vue de réaliser le dosage de faibles quantités de phosphore sur le produit d'une destruction nitrique (afin de pouvoir doser le soufre sur la même destruction), nous avons essayé deux semi-microméthodes, celles de S. POSTERNAK et de H. COPAUX.

A. — LA DESTRUCTION NITRIQUE ET LE DOSAGE DU PHOSPHORE SELON LES MÉTHODES DE POSTERNAK ET DE COPAUX

La méthode de POSTERNAK (45) permet le dosage précis de très faibles quantités de phosphore, jusqu'au $1/20$ de mg. ; elle consiste à précipiter l'acide phosphorique, en milieu exclusivement nitrique ou sulfurique, d'abord à l'état de phosphomolybdate d'ammonium qui est isolé et dissous dans l'ammoniaque ; cette solution est additionnée de chlorure de baryum à 10 p. 100 en excès ; il se forme du phosphomolybdate de baryum insoluble qui est séparé par filtration, lavé et pesé. L'avantage de cette méthode est sa grande sensibilité : d'après le coefficient établi par POSTERNAK, la précipitation, en milieu exclusivement nitrique, effectuée sur une prise d'essai renfermant 1 mg. de phosphore fournit 127 mg. 2 de phosphomolybdate de baryum.

Nous avons effectué les essais suivants :

a) *Essais de dosage sur milieu de culture privé de saccharose.*

— Nous avons utilisé le liquide nutritif, dont la formule a été donnée précédemment, mais en supprimant le saccharose ; 200 centimètres cubes de cette liqueur minérale complexe sont introduits dans un flacon jaugé ; on complète à 1.000 centimètres cubes par addition d'eau distillée ; nous avons fait plusieurs essais en prélevant chaque fois 20 centimètres cubes de

cette solution, traités selon la technique indiquée par POSTERNAK ; nos résultats, très satisfaisants puisque l'erreur maximum n'atteint pas 1 p. 100, sont réunis dans le tableau X.

TABLEAU X

Essais n°	Poids du phosphore dans la prise d'essai	Poids du phosphomolybdate de baryum		Erreur p. 100
		calculé	trouvé	
1	mg. 0,86055	mg. 109,5	mg. 108,5	— 0,9
2	—	—	110	+ 0,4
3	—	—	109	— 0,4
4	—	—	109	— 0,4

b) *Essais de dosage sur milieu de culture complet.* — 200 centimètres cubes du liquide de MOLLIARD (renfermant le saccharose) sont portés à 1.000 centimètres cubes par addition d'eau distillée ; 20 centimètres cubes de cette solution étendue sont évaporés à sec au bain-marie ; le résidu est soumis à la destruction nitrique que nous avons utilisée pour le dosage du soufre ; le phosphomolybdate de baryum est précipité dans le produit de la destruction préalablement dissous dans l'eau légèrement azotique (tableau XI).

TABLEAU XI

Essais n°	Poids du phosphore dans la prise d'essai	Poids du phosphomolybdate de baryum		Erreur p. 100
		calculé	trouvé	
1	mg. 0,86055	mg. 109,5	mg. 108	— 1,4
2	—	—	98	— 10,5
3	—	—	103	— 5,9
4	—	—	100,5	— 8,2
5	—	—	108,5	— 0,9
6	—	—	101,5	— 7,3

On constate donc, dans quatre essais sur six, que l'erreur en moins dépasse 5 p. 100 et qu'elle est supérieure à 10 p. 100 dans l'un d'eux.

c) *Essais de dosage sur culture de Sterigmatocystis nigra.* — Quatre flacons coniques de 250 centimètres cubes reçoivent chacun 50 centimètres cubes de solution nutritive complète ; après stérilisation et ensemencement, les flacons sont introduits dans l'étuve à 36° pendant 72 heures ; le mycélium et le liquide résiduel de chaque culture sont détruits séparément par l'acide nitrique ; les produits de la destruction, repris par l'eau légèrement nitrique, sont portés à 40 centimètres cubes sur lesquels il est prélevé 20 centimètres cubes pour effectuer chaque dosage (tableau XII).

Les résultats obtenus dans ce troisième essai montrent que l'erreur en moins peut être importante (12,4 p. 100 dans un cas). Il est donc impossible de doser, d'une manière satisfaisante par la méthode de POSTERNAK, de petites quantités de phosphore sur le produit d'une destruction nitrique. Remarquons que l'analyse des mycéliums donne des résultats assez réguliers, les variations des taux de phosphore dans la substance sèche ne dépassant pas 5 p. 100 d'une culture à l'autre ; par contre, les différences observées entre les quantités de phosphore obtenues par l'analyse des liquides résiduels sont particulièrement importantes : l'écart atteint 100 p. 100 environ entre les cultures n^{os} 17 et 18 ; il est donc vraisemblable que les pertes qui ont été constatées au cours de cet essai portent essentiellement sur l'analyse des liquides résiduels.

La méthode de COPAUX (11), que nous allons décrire, a été essayée de la même manière ; comme précédemment, les essais sur milieu minéral furent très satisfaisants ; mais, lorsque nous avons voulu appliquer la méthode sur le produit d'une destruction nitrique du milieu nutritif complet ou d'une culture mycélienne, nous avons eu le même insuccès. La plupart des dosages présentaient une erreur en moins très souvent supérieure à 10 p. 100 ; le plus fréquemment, le complexe phosphomolybdique ne se formait pas.

COPAUX a signalé que la réaction est en défaut quand la prise

TABLEAU XII

Cultures recueillies après 72 heures de séjour à l'étuve Début de noircissement des spores	Volume du liquide nutritif	Poids de substance sèche	Phosphomolybdate de baryum		Phosphore p. 100 de substance sèche
			trouvé à l'analyse	théorique	
Culture n° 15 . . .	cc. 50	g. 0,978	Dans le liquide	mg. 230	— 8 0,83
			Dans le mycélium.	445 X 2 = 4.028	
			Dans l'ensemble de la culture.	514 X 2 = 4.258	
Culture n° 16 . . .	50	0,972	Dans le liquide	290	— 6,3 0,80
			Dans le mycélium.	445 X 2 = 992	
			Dans l'ensemble de la culture.	496 X 2 = 1.282	
Culture n° 17 . . .	50	0,948	Dans le liquide	336	— 2,5 0,83
			Dans le mycélium.	468 X 2 = 998	
			Dans l'ensemble de la culture.	499 X 2 = 4.334	
Culture n° 18 . . .	50	0,956	Dans le liquide	170	— 12,4 0,84
			Dans le mycélium.	85 X 2 = 4.028	
			Dans l'ensemble de la culture.	514 X 2 = 4.198	

d'essai contient des citrates ; SUTU (57) a remarqué que le complexe ne se forme pas en présence d'acide oxalique. Ces faits permettent d'expliquer les résultats aberrants que nous avons obtenus. Rappelons qu'il ne se produit aucune perte de phosphore au cours de la destruction nitrique puisque, par l'acétate d'urane, on retrouve entièrement le phosphore introduit dans la culture ; nous avons montré, d'autre part, que les erreurs les plus importantes ont été observées sur le milieu de culture complet non ensemencé ou sur le liquide résiduel, c'est-à-dire sur les prises d'essais renfermant une forte proportion de saccharose. Il est vraisemblable que par la méthode de destruction que nous avons utilisée, on ne parvient pas à détruire complètement les acides organiques (oxalique et citrique en particulier) qui prennent naissance au cours de l'oxydation du saccharose ; ces acides empêcheraient la formation des sels de l'acide molybdique, quelle que soit la méthode employée : celle de POSTERNAK ou celle de COPAUX.

Les acides organiques ne gênant pas le dosage du soufre, ainsi que le prouvent les résultats mentionnés dans un paragraphe précédent, nous avons conservé la destruction nitrique pour le dosage de cet élément. Nous y avons renoncé définitivement pour la détermination de faibles quantités de phosphore dans les tissus végétaux et nous avons eu recours à la destruction sulfo-nitrique et au dosage selon COPAUX.

B. — LA DESTRUCTION SULFO-NITRIQUE ET LE DOSAGE DU PHOSPHORE SELON COPAUX. CONTRÔLE DE LA MÉTHODE

La méthode de COPAUX repose sur la réaction suivante : lorsqu'une solution d'acide phosphorique, additionnée d'un acide minéral (sulfurique, chlorhydrique, nitrique, etc...) est agitée avec de l'éther et un molybdate alcalin, il se forme de l'acide phosphomolybdique qui, s'unissant à l'éther et à l'eau, donne naissance à un complexe liquide, jaune, dense, non miscible à son eau mère. Une fois l'équilibre établi, on a trois phases liquides superposées : un excès d'éther, la solution aqueuse et le complexe phosphomolybdique jaune. La réaction est très nette avec l'acide phosphomolybdique qui se sépare quantitativement.

Échevin.

vement de sa dissolution aqueuse, pourvu que le milieu soit suffisamment acide et toujours saturé d'éther. COPAUX a utilisé cette réaction, pour le dosage des phosphates naturels, en mesurant le volume du liquide jaune formé. Cette méthode très rapide a été appliquée au dosage des phosphates urinaires et des glycérophosphates par VLADESCO (60) et Z. SUTU (57), au dosage du phosphore contenu dans les organes de vertébrés divers par Mme M. HINGLAIS (29). Nous l'avons adaptée à l'analyse des tissus végétaux après destruction sulfo-nitrique et contrôlée par le même procédé que nous avons utilisé pour toutes les méthodes examinées jusqu'ici.

a) *Technique du dosage.* — D'après les indications de COPAUX, nous avons employé les réactifs suivants :

I. — Réactif molybdique.

Molybdate de sodium pur	126 g.
Eau distillée q. s. p.	1.000 cc.

II. — Solution sulfurique.

Acide sulfurique pur D = 1.830	110 cc.
Eau distillée q. s. p.	1.000 cc.

III. — Ether officinal pur exempt d'alcool.

Nous avons utilisé des ampoules en verre pyrex, dont la douille, portant 50 divisions, avait une capacité de $1\frac{1}{2}$ centimètre cube environ et pouvait loger un volume de complexe molybdique correspondant à 4 mg. 5 de phosphore environ. On introduit dans l'ampoule, dans l'ordre suivant : 10 centimètres cubes de solution à doser, 10 centimètres cubes de liqueur sulfurique, 10 centimètres cubes d'éther ; on agite fortement en bouchant avec le pouce le col de l'ampoule ; on ajoute ensuite 9 centimètres cubes de réactif molybdique par fractions successives de 3 centimètres cubes en agitant après chaque affusion. On centrifuge assez énergiquement pour que tout le complexe molybdique se trouve rassemblé dans la douille ; la liqueur surnageant, c'est-à-dire la couche aqueuse et la couche éthé-

réc, doit être parfaitement limpide ; généralement, la couche d'éther reste légèrement teintée. On note enfin le volume occupé par le liquide jaune.

b) *Etalonnage des ampoules.* — Mme HINGLAIS a montré, et l'expérience confirme cette observation, que le volume du complexe molybdique n'est pas proportionnel à la quantité de phosphore contenue dans la prise d'essai ; il se produit une contraction régulière du volume occupé par le complexe, d'autant plus importante que la prise d'essai en phosphore est plus considérable ; il est donc indispensable d'étalonner rigoureusement les ampoules ; cette opération est effectuée à partir d'une série de 22 solutions diluées de telle manière que 10 centimètres cubes de chacune d'elles renferment une quantité de phosphate monopotassique pur correspondant successivement à 0 mg. 2, 0 mg. 4, 0 mg. 6 ... 4 mg. 4 de phosphore ; on repère soigneusement sur la douille la graduation atteinte par le complexe en traitant chacune de ces solutions ; on peut représenter les résultats graphiquement : les graduations sont portées en ordonnées, les poids de phosphore (en 1/10 de mg.) figurent en abscisses ; le graphique obtenu est sensiblement une droite.

c) *Destruction sulfo-nitrique et contrôle de la méthode de Copaux.* — Liquide résiduel et mycélium provenant d'une culture développée dans le milieu liquide déjà utilisé, sont traités selon la technique suivante : le liquide est transvasé dans un flacon de KJELDAHL en verre pyrex, de 300 centimètres cubes, puis évaporé à sec dans l'étuve à air chaud ; après détermination de la substance sèche, le mycélium est introduit dans un second ballon de KJELDAHL ; chaque ballon reçoit 15 centimètres cubes d'acide nitrique pur ; on laisse en contact pendant 24 heures ; on ajoute ensuite 7 centimètres cubes d'acide sulfurique pur ; les flacons sont placés sur la rampe à destruction et chauffés doucement ; les vapeurs nitreuses se dégagent, le liquide se concentre et se décolore ; à ce moment il faut surveiller attentivement la destruction et cesser de chauffer dès que le liquide commence à brunir ; après refroidissement, on ajoute encore 10 centimètres cubes d'acide nitrique ; on porte de nouveau sur la rampe à gaz en augmentant légèrement la

chauffe ; le terme de la destruction est atteint lorsque, les fumées blanches d'acide sulfurique apparaissant, le liquide reste incolore ou légèrement jaunâtre ; il est, à ce moment, réduit au volume de l'acide sulfurique employé, c'est-à-dire à 7 centimètres cubes environ ; après refroidissement, on introduit 15-20 centimètres cubes d'eau distillée chaude en lavant l'intérieur du flacon ; le contenu est jeté sur un filtre ; les eaux de plusieurs lavages consécutifs sont également reçues sur le filtre ; les filtrats successifs sont recueillis dans une fiole jaugée dont le contenu est porté, après refroidissement, à 50 centimètres cubes, par addition d'eau distillée ; 10 centimètres cubes exactement sont prélevés sur ce liquide et introduits dans l'ampoule de COPAUX ; on traite ensuite comme au paragraphe a), mais en remplaçant les 10 centimètres cubes de solution sulfurique par 10 centimètres cubes d'eau distillée. Etant donné la quantité d'acide sulfurique (7 cc.) utilisée pour chaque destruction, on pourra remarquer que l'acidité de la prise d'essai — après l'addition des 10 centimètres cubes d'eau distillée — est sensiblement plus forte que celle qui a été recommandée par COPAUX ; nous nous sommes assurés que cette concentration ne fausse pas les résultats. Nous avons ainsi respecté exactement les conditions de concentration en acide dans lesquelles ont été effectués les dosages de phosphore sur les différents organes des plants de Hêtre que nous avons analysés : les faibles quantités de phosphore qu'ils contenaient nous ont amenés à utiliser une autre série d'ampoules dont la douille avait un volume d'un quart de centimètre cube, et à faire chaque dosage, sans apport d'eau distillée, en introduisant, dans ces nouvelles ampoules, 20 centimètres cubes du produit de la destruction, celle-ci ayant été commencée avec 3 cc. 5 d'acide sulfurique.

Les résultats obtenus par l'analyse de quatre cultures de *St. nigra* sont rassemblés dans le tableau XIII.

*
* *

Les différents essais que nous avons décrits au cours de ce chapitre, nous permettent les déductions suivantes.

La méthode décrite par JOULIE, consistant à détruire la sub-

TABLEAU XIII

Cultures recueillies après 50 heures de séjour à l'étuve — Début de noircissement des spores	Volume du liquide nutritif	Poids de substance sèche	Quantités de phosphore trouvées à l'analyse	Poids théorique du phosphore	Erreur p. 100	Phosphore p. 100 de substance sèche
	cc.	g.	mg.	mg.		g.
Culture n° 19	200	non dét.	Dans le liquide 22,00 Dans le mycélium. 20,50 Dans l'ensemble de la culture. 42,50	43,4	— 1,39	
Culture n° 20	200	1,785	Dans le liquide 24,00 Dans le mycélium. 48,75 Dans l'ensemble de la culture. 42,75	43,4	— 0,81	1,05
Culture n° 21	200	2,416	Dans le liquide 17,23 Dans le mycélium. 25,50 Dans l'ensemble de la culture. 42,73	43,4	— 0,86	1,05
Culture n° 22	200	2,478	Dans le liquide 16,75 Dans le mycélium. 25,75 Dans l'ensemble de la culture. 42,50	43,4	— 1,39	1,03

stance organique par l'acide nitrique additionné de nitrate de potassium, convient au dosage du soufre dans les tissus végétaux ; l'erreur en moins ne dépasse pas 5 p. 100 de la quantité initiale contenue dans l'organe analysé. Nous avons adopté cette méthode dans nos recherches sur le Hêtre.

Elle convient également au dosage volumétrique du phosphore par l'acétate d'urane, à la condition que la prise d'essai renferme une quantité de phosphore supérieure à 2 mg.. La précision est alors plus grande encore que dans le cas du soufre.

Il est impossible de doser d'une manière satisfaisante des quantités de phosphore inférieures à 2 mg. sur le produit d'une destruction nitrique selon JOULIE ; les acides organiques, qui prennent naissance au cours de la démolition des glucides — très abondants dans la substance végétale — empêchent vraisemblablement la précipitation des sels de l'acide phosphorique.

Les quantités de phosphore inférieures à 2 mg. peuvent être évaluées dans les organes végétaux avec une grande précision, en détruisant la substance par le mélange sulfo-nitrique et en dosant ensuite par la méthode de COPAUX, beaucoup plus rapide que les méthodes habituellement employées. Nous avons utilisé cette dernière technique pour le dosage du phosphore dans le Hêtre.

Enfin, ajoutons qu'il serait désirable de voir appliquer le moyen de contrôle que nous avons indiqué, aux diverses méthodes d'oxydation de la substance organique ; il serait possible, ainsi, de connaître exactement la valeur de chacune d'elles.

CHAPITRE IV

VARIATIONS QUANTITATIVES ET QUALITATIVES DES SUBSTANCES PHOSPHORÉES DANS LES ORGANES DU HÊTRE AU COURS DU CYCLE ANNUEL DE DÉVELOPPEMENT

Dans le chapitre premier, nous avons vu que tous les auteurs qui ont étudié les variations des substances phosphorées contenues dans les tissus foliaires des plantes ligneuses vivaces aboutissent à une même conclusion, quelle que soit l'espèce étudiée : les feuilles jaunes sont beaucoup moins riches en phosphore que les feuilles vertes. TUCKER et TOLLENS (137) ayant montré, d'autre part, que cette perte de phosphore ne peut pas être attribuée à la lixiviation des feuilles jaunes par les pluies ou les rosées, on a été conduit à l'hypothèse d'une migration de substances phosphorées des feuilles vers les organes vivaces. Jusqu'ici, cependant, aucune recherche expérimentale n'a été entreprise pour étayer cette hypothèse, c'est-à-dire pour mettre en évidence, en même temps que la disparition du phosphore des feuilles en voie de jaunissement, l'augmentation simultanée de cet élément dans les organes vivaces. Le phosphore qui abandonne la feuille vient-il s'accumuler dans la tige ou dans la racine ? Quelles sont les « formes » de substances phosphorées aux dépens desquelles s'effectue la migration ? Comment viennent-elles se répartir dans les organes vivaces ? Ces questions n'ont pas encore été résolues. Ajoutons que tous les travaux qui ont été entrepris jusqu'à présent sur les variations quantitatives des substances minérales et du phosphore en particulier n'intéressent, pour la plupart, que la période pendant laquelle la plante est munie de son appareil foliaire : la phase du développement où la plante vivace est privée de ses feuilles, n'a que très rarement retenu l'attention ; on ignore quelle est

l'importance exacte de la tige et de la racine, en tant qu'organes de réserve, au moment de l'apparition des jeunes feuilles au printemps, quelle est la « forme » des substances phosphorées qui sont mobilisées au réveil de la végétation et diffusent vers l'appareil foliaire en voie de formation.

Nos recherches sur le Hêtre, dont nous allons exposer les résultats, vont nous permettre, sinon de résoudre tous ces problèmes d'une manière générale, d'établir, au moins pour l'espèce considérée, le bilan du phosphore contenu dans la plante, l'importance et le sens des migrations des substances phosphorées s'effectuant d'un organe à l'autre au cours du cycle annuel de développement. Enfin, le phosphore entrant dans la constitution de la molécule protéique — comme le soufre dont nous exposerons l'évolution dans le chapitre suivant — nous pourrions rapprocher nos résultats de ceux que R. COMBES et M. PINEY (82) (83) ont obtenus; ces deux auteurs ayant suivi, sur des Hêtres de même âge, les phénomènes de protéolyse et de protéogénèse, ont montré l'importance et fixé les limites des migrations d'azote qui se produisent entre chacun des trois organes du Hêtre, au cours du développement annuel.

I. — TECHNIQUE

Nos analyses ont porté sur de jeunes plants de Hêtre, âgés de 3 à 6 ans, développés dans les conditions naturelles, sur un sol de futaie, dans la forêt de Compiègne. Ils ont été récoltés à un mois d'intervalle environ, du 3 juin 1928 au 4 juin 1929; à chacune des 13 récoltes effectuées, 100 Hêtres furent dégagés du sol, au moyen d'une pioche, en prenant les précautions nécessaires pour extraire toute la plante et surtout pour dégager le système racinaire dans son intégrité. Les plantes furent ensuite lavées à l'eau, une à une, débarrassées des particules d'humus ou de sable adhérentes; elles furent mises à sécher à l'air, au laboratoire, sur des feuilles de papier à filtrer, pendant deux ou trois jours. La dessiccation terminée, les Hêtres furent répartis en dix lots, aussi semblables que possible, comprenant chacun dix plants; quatre lots furent utilisés pour les dosages de phosphore, quatre autres pour les

dosages de soufre dont nous reparlerons dans la suite ; les deux lots restant furent mis en réserve pour servir en cas d'accident au cours des dosages. Chacun des 4 lots de 10 plants destinés au dosage du phosphore a été traité comme suit : les feuilles appartenant à un même lot ont été détachées et placées dans un flacon taré après avoir été finement découpées au sécateur ; les tiges, sectionnées à un centimètre environ des premières racelles, ont été divisées en très menus fragments, lesquels ont été introduits dans un deuxième flacon taré ; l'ensemble des racines et des racelles subit le même traitement. Les trois flacons ont été pesés après un séjour de 24 heures à l'étuve à 90° ; on obtint ainsi le poids de la substance sèche des feuilles, celui des tiges et celui des racines du premier lot de 10 plants. Le contenu de chaque flacon fut ensuite finement pulvérisé au mortier. Les poudres végétales ainsi obtenues furent soumises, dans le mortier où s'effectua la pulvérisation, au traitement par la solution aqueuse d'acide trichloracétique à 10 p. 100 — traitement que nous avons décrit au chapitre III — en vue de la séparation des deux « formes » de phosphore insoluble et soluble. Nous avons eu recours à l'acide trichloracétique — que J. ROCHE (48) a également utilisé pour le dosage du phosphore total et du phosphore combiné du sang — pour effectuer la séparation dans les tissus végétaux des substances phosphorées précipitables par les réactifs déprotéinisants ; les différents composés organiques phosphorés entrant dans la composition des tissus vivants sont encore trop mal connus au point de vue de leur constitution et de leurs propriétés chimiques pour qu'on puisse affirmer que les substances phosphorées qui précipitent par l'acide trichloracétique appartiennent à des groupes nettement définis. Rappelons qu'on admet actuellement, chez les végétaux, l'existence de différents groupes de combinaisons organiques ou minérales dans lesquelles entre le phosphore : 1° les phosphates minéraux, 2° les composés du groupe phytique, 3° les phosphoaminolipides, 4° les substances protéiques phosphorées. Pour séparer ces différentes formes de phosphore, on soumet habituellement l'organe végétal étudié à l'action de l'éther et de l'alcool en vue d'extraire les phosphoaminolipides ; le résidu, traité par des acides dilués, abandonne

les phosphates minéraux et les composés du groupe phytique qui passent en solution ; finalement il ne devrait rester dans la substance que les composés protéiques. Mais si l'on s'en rapporte aux travaux récents de W. VORBRÖDT (139), S. KOEHLER (95) (96), S. MINKOWSKA (102), S. LINDENBAUM (100), on s'aperçoit qu'on est encore très mal fixé sur la nature des solvants à utiliser et sur les conditions de température et de concentration à observer pour réaliser la séparation quantitative de ces différents groupes. Il est difficile, en particulier, d'éviter les combinaisons entre protéides et substances du groupe phytique, favorisées selon POSTERNAK par l'acidité du milieu. Signalons que, dans notre technique, nous avons négligé intentionnellement l'extraction des phosphoaminolipides par l'éther et l'alcool, et nous avons traité directement à froid nos poudres végétales par la solution d'acide trichloracétique à 10 p. 100. Dans le filtrat, nous avons dosé l'ensemble du phosphore — que nous désignerons sous le nom de « phosphore soluble » — correspondant aux phosphates minéraux et aux composés du groupe phytique qui passent en solution dans l'acide trichloracétique à 10 p. 100 ; nous avons dosé, d'autre part, le phosphore correspondant aux composés phosphorés insolubles demeurés dans la substance végétale après l'extraction trichloracétique ; nous le désignerons sous le terme de « phosphore insoluble » ; par addition nous obtenons évidemment la masse de « phosphore total » contenue dans chaque organe analysé. La fraction que nous avons appelée « phosphore insoluble » renfermerait donc le phosphore protéique et celui des phosphoaminolipides, ceux-ci étant insolubles dans la solution trichloracétique. Les tissus des jeunes Hêtres qui ont fait l'objet de nos recherches sont pauvres en substances grasses ; en effet nous n'avons jamais observé les traces graisseuses solides qui forment une véritable couche sur l'acide nitrique lorsqu'on oxyde un matériel végétal riche en corps gras, tel que le mycélium de *Sterigmatocystis nigra*, par exemple. Dans la plante que nous avons analysée, le phosphore des phosphoaminolipides ne représente donc, vraisemblablement, qu'une très faible partie des substances phosphorées précipitées par le réactif trichloracétique ; nous pourrions donc considérer, sans commettre une erreur très

importante, que la fraction « phosphore insoluble » est surtout constituée par le phosphore protéique.

Nous avons ainsi conservé intégralement la technique adoptée par R. COMBES et M. PINEY (82) (83) qui ont effectué la séparation de l'azote protéique et de l'azote soluble par l'acide trichloracétique à 10 p. 100 sur un matériel identique au nôtre ; nous pourrions donc comparer nos résultats avec ceux de ces deux auteurs et rechercher les relations qui peuvent exister entre les variations de la protéolyse et de la protéogénèse et les variations simultanées des « formes » de phosphore « insoluble », « soluble » et « total » que nous avons dosées séparément. Après destruction sulfo-nitrique, les dosages ont été effectués par la méthode de COPAUX, suivant la technique que nous avons décrite précédemment.

Nos résultats, exprimés en mg. de phosphore contenus dans 100 g. de substance sèche sont réunis dans les tableaux XIV-XXVI correspondant aux diverses récoltes. Chaque tableau indique pour les différents lots et pour l'ensemble de la récolte :

1° le poids de la substance sèche contenue dans chaque organe et dans la plante entière ;

2° les quantités de phosphore « insoluble », « soluble » et « total », exprimées en mg., trouvées à l'analyse dans chaque organe respectivement et dans la plante entière ;

3° les teneurs de 100 g. de substance sèche en ces différentes « formes » de phosphore, calculées d'après les données précédentes pour chaque organe et pour la plante entière ;

4° le rapport des quantités de phosphore « insoluble » à celles du phosphore « soluble » dans les différents organes et dans la plante entière.

Pour l'interprétation des résultats, on pourra se contenter d'examiner les deux tableaux XXVII et XXVIII dans lesquels nous avons réuni l'ensemble des données fournies par l'analyse de toutes les récoltes effectuées de juin 1928 à juin 1929. Les variations observées pour les diverses « formes » de phosphore dans chaque organe, dans l'ensemble de la tige et de la racine, dans la plante entière, ainsi que les variations du rapport $\frac{\text{phosphore insoluble}}{\text{phosphore soluble}}$, ont été traduites sous forme de graphiques. (Voir les fig. 2, 3, 4, 5, 6, 7).

TABLEAU XIV

Récolte du 3 juin 1928. Feuilles vertes								
	Substance sèche	Phosphore						Rapport du phosphore insoluble au phosphore soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Feuilles	1,582	1,32	0,91	2,23	83	57	140	1,45
Tiges.	1,857	0,56	0,69	1,25	30	37	67	0,81
Racines	2,168	0,35	0,56	0,91	16	26	42	0,62
Plantes entières	5,607	2,23	2,16	4,39	40	38	78	1,03
<i>Deuxième lot :</i>								
Feuilles	1,388	1,25	0,88	2,13	90	63	153	1,42
Tiges.	1,843	0,54	0,65	1,19	29	35	64	0,83
Racines	2,462	0,41	0,75	1,16	17	30	47	0,55
Plantes entières	5,693	2,20	2,28	4,48	39	40	79	0,96
<i>Troisième lot :</i>								
Feuilles	1,337	1,37	0,92	2,29	102	69	171	1,49
Tiges.	1,985	0,60	0,92	1,52	30	46	76	0,65
Racines	1,988	0,50	0,66	1,16	25	33	58	0,76
Plantes entières	5,310	2,47	2,50	4,97	46	47	93	0,99
<i>Quatrième lot :</i>								
Feuilles	1,504	1,42	0,93	2,35	94	62	156	1,53
Tiges.	1,908	0,58	0,75	1,33	30	39	69	0,77
Racines	2,032	0,56	0,63	1,19	27	31	58	0,89
Plantes entières	5,444	2,56	2,31	4,87	47	42	89	1,11
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Feuilles	5,811	5,36	3,64	9,00	92	63	155	1,47
Tiges.	7,593	2,28	3,01	5,29	30	40	70	0,76
Racines	8,650	1,82	2,60	4,42	21	30	51	0,70
Plantes entières	22,054	9,46	9,25	18,71	43	42	85	1,02

TABLEAU XV

Récolte du 1 ^{er} juillet 1928. Feuilles vertes								
	Substance sèche	Phosphore						Rapport du phosphore insoluble au phosphore soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Feuilles	1.587	1,31	0,85	2,16	82	54	136	1,54
Tiges.	2.172	0,72	0,92	1,64	33	42	75	0,78
Racines	2.250	0,52	0,77	1,29	23	34	57	0,67
Plantes entières	6.009	2,55	2,54	5,09	42	42	84	1,00
<i>Deuxième lot :</i>								
Feuilles	1.581	1,37	0,85	2,22	87	54	141	1,61
Tiges.	2.254	0,67	1,02	1,69	30	45	75	0,66
Racines	2.204	0,57	0,67	1,24	26	30	56	0,85
Plantes entières	6.039	2,61	2,54	5,15	43	42	85	1,03
<i>Troisième lot :</i>								
Feuilles	1.587	1,30	0,85	2,15	82	53	135	1,53
Tiges.	2.066	0,60	0,92	1,52	29	44	73	0,65
Racines	2.290	0,63	0,65	1,30	28	28	56	1,00
Plantes entières	5.943	2,55	2,42	4,97	43	41	84	1,05
<i>Quatrième lot :</i>								
Feuilles	1.616	1,37	0,72	2,09	85	44	129	1,90
Tiges.	2.113	0,67	1,05	1,72	32	50	82	0,64
Racines	2.362	0,70	0,93	1,65	30	40	70	0,74
Plantes entières	6.091	2,74	2,72	5,46	44	45	89	1,01
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Feuilles	6.371	5,35	3,27	8,62	84	51	135	1,64
Tiges.	8.605	2,66	3,91	6,57	31	45	76	0,68
Racines	9.106	2,44	3,04	5,48	27	33	60	0,80
Plantes entières	24.082	10,45	10,22	20,67	43	42	85	1,02

TABLEAU XVI

Récolte du 6 août 1928. Feuilles vertes								
	Substance sèche	Phosphore						Rapport du phosphore insoluble au phosphore soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Feuilles	1.692	1,32	0,75	2,07	78	44	122	1,76
Tiges.	2.482	0,80	1,25	2,05	32	50	82	0,64
Racines	2.574	0,70	0,88	1,58	27	34	61	0,79
Plantes entières	6.748	2,82	2,88	5,70	42	43	85	0,98
<i>Deuxième lot :</i>								
Feuilles	1.500	1,19	0,71	1,90	79	47	126	1,67
Tiges.	2.303	0,71	1,07	1,78	31	46	77	0,66
Racines	2.455	0,68	0,94	1,62	28	38	66	0,72
Plantes entières	6.258	2,58	2,72	5,30	41	43	84	0,95
<i>Troisième lot :</i>								
Feuilles	1.710	1,30	0,69	1,99	76	40	116	1,88
Tiges.	2.388	0,77	1,12	1,89	32	47	79	0,69
Racines	2.453	0,70	0,82	1,52	29	33	62	0,85
Plantes entières	6.551	2,77	2,63	5,40	42	40	82	1,05
<i>Quatrième lot :</i>								
Feuilles	1.556	1,25	0,62	1,87	80	40	120	2,02
Tiges.	2.395	0,77	1,05	1,82	32	44	76	0,73
Racines	2.155	0,87	0,67	1,24	26	31	57	0,85
Plantes entières	6.106	2,59	2,34	4,93	42	38	80	1,11
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Feuilles	6.458	5,06	2,77	7,83	78	43	121	1,83
Tiges.	9.568	3,05	4,49	7,54	32	47	79	0,68
Racines	9.637	2,65	3,31	5,96	27	34	61	0,80
Plantes entières	25.663	10,76	10,57	21,33	42	41	83	1,02

TABLEAU XVII

Récolte du 1 ^{er} septembre 1928. Feuilles vertes								
	Substance sèche	Phosphore						Rapport du phosphore insoluble au phosphore soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
	mg.	mg.	mg.	mg.	mg	mg.	mg.	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>								
Feuilles	1.896	1,45	0,70	2,15	76	37	113	2,07
Tiges.	2.902	0,97	1,47	2,44	33	51	84	0,66
Racines	2.800	0,80	1,05	1,85	28	37	65	0,76
Plantes entières . .	7.598	3,22	3,22	6,44	42	42	84	1,00
<i>Deuxième lot :</i>								
Feuilles	1.816	1,47	0,65	2,12	81	36	117	2,26
Tiges.	2.964	1,00	1,42	2,42	34	48	82	0,70
Racines	2.833	0,81	0,87	1,68	28	31	59	0,93
Plantes entières . .	7.613	3,28	2,94	6,22	43	39	82	1,11
<i>Troisième lot :</i>								
Feuilles	1.644	1,30	0,62	1,92	79	38	117	2,10
Tiges.	2.589	0,90	1,22	2,12	35	47	82	0,74
Racines	2.860	0,77	0,95	1,72	27	33	60	0,81
Plantes entières . .	7.093	2,97	2,79	5,76	42	39	81	1,06
<i>Quatrième lot :</i>								
Feuilles	1.972	1,56	0,81	2,37	79	41	120	1,92
Tiges.	3.107	1,05	1,62	2,67	34	52	86	0,65
Racines	2.979	0,85	1,22	2,07	28	41	69	0,70
Plantes entières . .	8.058	3,46	3,65	7,11	43	45	88	0,95
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Feuilles	7.328	5,78	2,78	8,56	79	38	117	2,08
Tiges.	11.562	3,92	5,73	9,65	34	49	83	0,68
Racines	11.472	3,23	4,09	7,32	28	36	64	0,79
Plantes entières . .	30.362	12,93	12,60	25,53	42	41	83	1,03

TABLEAU XVIII

Récolte du 3 octobre 1928. Feuilles vertes								
	Substance sèche	Phosphore						Rapport du phosphore insoluble au phosphore soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Feuilles	4.721	4,27	0,55	4,82	74	32	106	2,31
Tiges.	2.792	1,05	1,10	2,15	38	39	77	0,95
Racines	2.783	0,10	0,95	1,05	29	34	63	0,84
Plantes entières	7.296	3,42	2,60	5,72	43	36	79	1,20
<i>Deuxième lot :</i>								
Feuilles	4.788	4,27	0,56	4,83	74	31	102	2,27
Tiges.	2.773	1,06	1,20	2,26	38	43	81	0,88
Racines	2.699	0,80	0,87	1,67	30	33	63	0,92
Plantes entières	7.260	3,13	2,63	5,76	43	36	79	1,19
<i>Troisième lot :</i>								
Feuilles	4.776	4,37	0,62	4,99	77	35	112	2,24
Tiges.	2.674	1,05	1,27	2,32	39	47	86	0,83
Racines	2.802	0,85	0,95	1,80	30	34	64	0,89
Plantes entières	7.252	3,27	2,84	6,11	45	39	84	1,15
<i>Quatrième lot :</i>								
Feuilles	4.531	4,02	0,47	4,49	66	31	97	2,17
Tiges.	2.623	0,97	0,95	1,92	37	36	73	1,02
Racines	2.646	0,82	0,90	1,72	31	34	65	0,91
Plantes entières	6.800	2,81	2,32	5,13	41	34	75	1,24
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Feuilles	6.816	4,93	2,20	7,13	72	32	104	2,24
Tiges.	10.862	4,13	4,52	8,65	38	42	80	0,91
Racines	10.930	3,27	3,67	6,94	30	34	64	0,89
Plantes entières	28.608	12,33	10,39	22,72	43	36	79	1,19

TABLEAU XIX

Récolte du 4 novembre 1928. Feuilles jaune-brun-vert								
	Substance sèche	Phosphore						Rapport du phosphore insoluble au phosphore soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Feuilles	1.384	0,65	0,47	1,12	47	34	81	1,38
Tiges.	3.228	1,55	1,55	3,10	48	48	96	1,00
Racines	3.335	1,17	1,10	2,27	35	33	68	1,06
Plantes entières . .	7.947	3,37	3,12	6,49	42	39	81	1,08
<i>Deuxième lot :</i>								
Feuilles	1.350	0,69	0,44	1,13	51	33	84	1,57
Tiges.	2.991	1,30	1,32	2,62	43	44	87	0,98
Racines	2.937	0,92	0,81	1,73	31	27	58	1,14
Plantes entières . .	7.278	2,91	2,57	5,48	40	35	75	1,13
<i>Troisième lot :</i>								
Feuilles	1.354	0,72	0,50	1,22	53	37	90	1,44
Tiges.	3.065	1,35	1,32	2,67	44	43	87	1,02
Racines	2.659	0,92	0,87	1,79	35	33	68	1,06
Plantes entières . .	7.078	2,99	2,69	5,68	42	38	80	1,11
<i>Quatrième lot :</i>								
Feuilles	1.264	0,60	0,42	1,02	47	33	80	1,43
Tiges.	3.386	1,57	1,57	3,14	46	46	92	1,00
Racines	2.973	0,94	0,90	1,84	31	30	61	1,04
Plantes entières . .	7.623	3,11	2,89	6,00	41	38	79	1,08
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Feuilles	5.352	2,66	1,83	4,49	50	34	84	1,45
Tiges.	12.670	5,77	5,76	11,53	45	45	90	1,00
Racines	11.904	3,95	3,68	7,63	33	31	64	1,07
Plantes entières . .	29.926	12,38	11,27	23,65	41	38	79	1,09

TABLEAU XX

Récolte du 2 décembre 1928. Les feuilles sont tombées								
	Sustance sèche	Phosphore						Rapport du phosphore insoluble au phosphore soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Tiges.	3.274	1,37	1,67	3,04	42	51	93	0,82
Racines :	2.978	1,19	1,27	2,46	40	43	83	0,94
Plantes entières . . .	6.252	2,56	2,94	5,50	41	47	88	0,87
<i>Deuxième lot :</i>								
Tiges.	3.098	1,31	1,72	3,03	42	55	97	0,76
Racines	2.726	0,87	1,22	2,09	32	45	77	0,71
Plantes entières . . .	5.824	2,18	2,94	5,12	37	51	88	0,74
<i>Troisième lot :</i>								
Tiges.	3.164	1,31	1,72	3,03	41	54	95	0,76
Racines	2.934	1,45	1,32	2,47	39	45	84	0,87
Plantes entières . . .	6.098	2,46	3,04	5,50	40	50	90	0,81
<i>Quatrième lot :</i>								
Tiges.	2.939	1,27	1,56	2,83	43	53	96	0,81
Racines	2.860	0,90	0,95	1,85	31	33	64	0,93
Plantes entières . . .	5.799	2,17	2,51	4,68	37	43	80	0,86
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Tiges.	12.475	5,26	6,67	11,93	42	53	95	0,79
Racines	11.498	4,11	4,76	8,87	36	41	77	0,86
Plantes entières . . .	23.973	9,37	11,43	20,80	39	48	87	0,82

TABLEAU XXI

	Récolte du 19 janvier 1929							
	Substance sèche	Phosphore						Rapport du phosphore insoluble au phosphore soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Tiges.	2.414	0,97	1,42	2,39	40	59	99	0,68
Racines	2.427	0,75	1,17	1,92	31	48	79	0,64
Plantes entières . .	4.841	1,72	2,59	4,31	35	53	88	0,66
<i>Deuxième lot :</i>								
Tiges.	2.581	1,10	1,45	2,55	43	56	99	0,76
Racines	2.356	0,72	0,87	1,59	30	37	67	0,83
Plantes entières . .	4.937	1,82	2,32	4,14	37	47	84	0,78
<i>Troisième lot :</i>								
Tiges.	2.900	1,17	1,42	2,59	40	49	89	0,82
Racines	2.759	0,82	1,03	1,87	30	38	68	0,78
Plantes entières . .	5.659	1,99	2,47	4,46	35	44	79	0,80
<i>Quatrième lot :</i>								
Tiges.	2.625	1,05	1,37	2,42	40	52	92	0,77
Racines	2.521	0,75	0,87	1,62	30	34	64	0,86
Plantes entières . .	5.146	1,80	2,24	4,04	33	43	78	0,80
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Tiges.	10.520	4,29	5,66	9,95	41	54	95	0,76
Racines	10.063	3,04	3,96	7,00	30	39	69	0,77
Plantes entières . .	20.583	7,33	9,62	16,95	36	47	83	0,76

TABLEAU XXII

Récolte du 12 février 1929. Température : — 15° — 18°								
	Substance sèche	Phosphore						Rapport du phosphore insoluble au phosphore soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Tiges.	2,183	1,25	0,95	2,20	57	43	100	1,31
Racines	1,743	0,52	0,72	1,24	30	41	71	0,72
Plantes entières	3,926	1,77	1,67	3,44	45	42	87	1,06
<i>Deuxième lot :</i>								
Tiges.	2,083	0,87	0,94	1,81	42	45	87	0,92
Racines	1,800	0,62	0,69	1,31	34	38	72	0,90
Plantes entières	3,883	1,49	1,63	3,12	38	42	80	0,91
<i>Troisième lot :</i>								
Tiges.	2,149	0,92	0,94	1,86	43	44	87	0,98
Racines	2,058	0,65	0,60	1,25	31	29	60	1,08
Plantes entières	4,207	1,57	1,54	3,11	37	37	74	1,02
<i>Quatrième lot :</i>								
Tiges.	2,244	0,90	1,22	2,12	40	54	94	0,74
Racines	2,028	0,62	0,77	1,39	30	38	68	0,80
Plantes entières	4,272	1,52	1,99	3,51	35	46	81	0,76
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Tiges.	8,659	3,94	4,05	7,99	45	47	92	0,97
Racines	7,629	2,41	2,78	5,19	32	36	68	0,87
Plantes entières	16,288	6,35	6,83	13,18	39	42	81	0,93

TABLEAU XXIII

	Récolte du 8 mars 1929							
	Substance sèche	Phosphore						Rapport du phosphore insoluble au phosphore soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
		mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Premier lot de 10 plants :	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Tiges.	3.224	1,44	1,82	3,26	45	56	101	0,79
Racines	2.708	0,87	1,32	2,19	32	49	81	0,66
Plantes entières	5.932	2,31	3,14	5,45	39	53	92	0,73
Deuxième lot :								
Tiges.	3.277	1,42	1,70	3,12	43	52	95	0,83
Racines	3.061	1,00	1,07	2,07	33	35	68	0,93
Plantes entières	6.338	2,42	2,77	5,19	38	44	82	0,87
Troisième lot :								
Tiges.	3.223	1,44	2,00	3,44	45	62	107	0,72
Racines	3.201	1,02	1,32	2,34	32	41	73	0,77
Plantes entières	6.424	2,46	3,32	5,78	38	52	90	0,74
Quatrième lot :								
Tiges.	2.951	1,37	1,87	3,24	46	63	109	0,73
Racines	2.896	0,95	1,44	2,39	33	50	83	0,66
Plantes entières	5.847	2,32	3,31	5,63	40	57	97	0,70
Ensemble de la récolte :								
Tiges.	12.675	5,67	7,39	13,06	45	58	103	0,77
Racines	11.866	3,84	5,15	8,99	32	43	75	0,74
Plantes entières	24.541	9,51	12,54	22,05	39	51	90	0,76

TABLEAU XXIV

Récolte du 8 avril 1929								
	Substance sèche	Phosphore						Rapport du phosphore insoluble au phosphore soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Tiges.	2.992	1,27	1,50	2,77	42	50	92	0,85
Racines	2.803	0,87	1,19	2,06	31	42	73	0,73
Plantes entières	5.795	2,14	2,69	4,83	37	46	83	0,79
<i>Deuxième lot :</i>								
Tiges.	2.631	1,20	1,40	2,60	46	53	99	0,86
Racines	2.546	0,80	1,07	1,87	31	42	73	0,75
Plantes entières	5.177	2,00	2,47	4,47	39	48	87	0,81
<i>Troisième lot :</i>								
Tiges.	2.994	1,27	1,37	2,64	42	46	88	0,93
Racines	2.610	0,56	0,94	1,50	21	36	57	0,59
Plantes entières	5.604	1,83	2,31	4,14	33	41	74	0,79
<i>Quatrième lot :</i>								
Tiges.	3.072	1,47	1,45	2,92	48	47	95	1,01
Racines	2.909	0,94	1,05	1,99	32	36	68	0,89
Plantes entières	5.981	2,41	2,50	4,91	40	42	82	0,96
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Tiges.	11.689	5,21	5,72	10,93	44	49	93	0,91
Racines	10.868	3,17	4,25	7,42	29	39	68	0,74
Plantes entières	22.557	8,38	9,97	18,35	37	44	81	0,84

TABLEAU XXV

Récolte du 6 mai 1929. Feuilles de 8-10 jours								
	Substance sèche	Phosphore						Rapport du phosphore insoluble au phosphore soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Feuilles	829	1,50	1,20	2,70	181	145	326	1,25
Tiges	2 576	0,67	0,40	1,07	26	15	41	1,67
Racines	2.582	0,65	0,44	1,09	25	17	42	1,48
Plantes entières . .	5.987	2,82	2,04	4,86	47	34	81	1,38
<i>Deuxième lot :</i>								
Feuilles	726	1,15	1,05	2,20	158	145	303	1,09
Tiges	2.495	0,57	0,57	1,14	26	26	52	1,00
Racines	2.303	0,62	0,70	1,32	27	30	57	0,88
Plantes entières . .	5.224	2,34	2,32	4,66	45	44	89	1,01
<i>Troisième lot :</i>								
Feuilles	825	1,42	1,27	2,69	172	154	326	1,12
Tiges	2.509	0,65	0,65	1,30	26	26	52	1,00
Racines	2.367	0,57	0,57	1,14	24	24	48	1,00
Plantes entières . .	5.701	2,64	2,49	5,13	46	44	90	1,06
<i>Quatrième lot :</i>								
Feuilles	724	1,15	0,92	2,07	159	127	286	1,25
Tiges	2.239	0,56	0,55	1,11	25	24	49	1,02
Racines	2.260	0,55	0,42	0,97	24	18	42	1,31
Plantes entières . .	5.223	2,26	1,89	4,15	43	36	79	1,19
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Feuilles	3.104	5,22	4,44	9,66	168	143	311	1,17
Tiges	9 519	2,45	2,17	4,62	26	23	49	1,13
Racines	9.512	2,39	2,13	4,52	25	22	47	1,12
Plantes entières . .	22.135	10,06	8,74	18,80	45	39	84	1,15

TABLEAU XXVI

Récolte du 4 juin 1929. Feuilles vertes								
	Substance sèche	Phosphore						Rapport du phosphore insoluble au phosphore soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Feuilles	1.633	1,53	1,24	2,77	94	76	170	1,23
Tiges	2.852	0,77	1,03	1,80	27	36	63	0,75
Racines	2.145	0,48	0,54	1,02	22	25	47	0,89
Plantes entières . .	6.630	2,78	2,81	5,59	42	42	84	0,99
<i>Deuxième lot :</i>								
Feuilles	1.820	1,83	1,22	3,05	100	67	167	1,50
Tiges	3.012	0,96	1,04	2,00	32	34	66	0,92
Racines	2.617	0,61	0,72	1,33	23	27	50	0,85
Plantes entières . .	7.449	3,40	2,98	6,38	46	40	86	1,14
<i>Troisième lot :</i>								
Feuilles	1.453	1,42	1,15	2,57	98	79	177	1,23
Tiges	2.945	0,90	1,19	2,09	31	40	71	0,76
Racines	2.478	0,65	0,57	1,22	26	23	49	1,14
Plantes entières . .	6.876	2,97	2,91	5,88	43	42	85	1,02
<i>Quatrième lot :</i>								
Feuilles	1.728	1,51	1,27	2,78	87	73	160	1,19
Tiges	2.392	0,72	0,92	1,64	28	35	63	0,78
Racines	2.357	0,56	0,66	1,22	24	28	52	0,85
Plantes entières . .	6.677	2,79	2,85	5,64	42	43	85	0,98
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Feuilles	6.634	6,29	4,88	11,17	95	73	168	1,29
Tiges	11.401	3,35	4,18	7,53	29	37	66	0,80
Racines	9.597	2,30	2,49	4,79	24	26	50	0,92
Plantes entières . .	27.632	11,94	11,55	23,49	43	42	85	1,03

TABLEAU RÉCAPITULATIF XXVII

*Teneurs de 100 g. de substance sèche en différentes « formes » de phosphore.
Résultats relatifs aux récoltes effectuées de juin à novembre 1928.
Chaque récolte comprend 40 jeunes plants de Hêtre.*

		3.6.1928		1.7.1928		6.8.1928		1.9.1928		3.10.1928		4.11.1928	
		mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.
Feuilles	P. insoluble.	92		84		78		79		72 (69)		50 (41)	
	P. soluble	63		54		43		38		32 (31)		34 (28)	
	P. total	155		138		121		117		104 (100)		84 (69)	
	Rapport i/s.	1,47		1,64		1,83		2,08		2,24		1,45	
Tige	P. insoluble.	30		31		32		34		38		45	
	P. soluble	40		45		47		49		42		45	
	P. total	70		76		79		83		80		90	
	Rapport i/s.	0,76		0,68		0,68		0,68		0,91		1,00	
Racine	P. insoluble.	21		27		27		28		30		33	
	P. soluble	30		33		34		36		34		34	
	P. total	51		60		61		64		64		64	
	Rapport i/s.	0,70		0,80		0,80		0,79		0,89		1,07	
Ensemble de la tige et de la racine	P. insoluble.	25		29		30		31		34		39	
	P. soluble	54		39		41		43		37		38	
	P. total	59		68		71		74		71		77	
	Rapport i/s.	0,73		0,73		0,73		0,73		0,90		1,03	
Plante entière	P. insoluble.	43		43		42		42		43		41	
	P. soluble	42		42		41		41		36		38	
	P. total	85		85		83		83		79		79	
	Rapport i/s.	1,02		1,02		1,02		1,03		1,19		1,09	

II. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Pour suivre les variations quantitatives d'un élément quelconque, organique ou minéral, dans les organes d'un végétal au cours de son cycle évolutif, il faudrait pouvoir rapporter les résultats fournis par l'analyse à une constante de comparaison, invariable du début à la fin des récoltes. Cette condition est partiellement réalisable lorsqu'il s'agit uniquement de la feuille : en juillet, celle-ci atteint, en effet, son poids et ses dimensions maxima qui ne varieront plus jusqu'au moment du jaunissement en octobre ou novembre ; l'analyse de fragments de feuilles de même surface, récoltées au cours de cette période, en quantité suffisante et dans des conditions telles que les différences individuelles et les inégalités d'épaisseur du limbe puissent s'éliminer, indique les variations absolues de l'élément considéré. Malheureusement, lorsqu'il s'agit de tiges ou de racines, aucune méthode ne permet d'apprécier directement les variations absolues ; on doit se contenter de rapporter les résultats des analyses effectuées aux différentes périodes à 100 parties de substance sèche. C. WEHMER (142), A. RIPPEL (118), C. A. GOUWENTAK (93) ont critiqué, fort justement d'ailleurs, cette manière de procéder dont il faut bien cependant se contenter faute de mieux ; il est évident qu'au cours de la végétation, le pourcentage d'un élément dans la matière sèche peut présenter des variations fictives dues aux fluctuations des autres constituants. Pour interpréter correctement nos résultats d'analyses il faut rechercher, d'une récolte à l'autre, la cause de la variation observée et tenir compte des variations des autres composants de la matière sèche. Nous nous reporterons aux travaux de R. COMBES (78) qui a suivi, en culture liquide, la variation absolue du poids de la substance sèche contenue dans de jeunes Hêtres de même âge que ceux que nous avons étudiés ; il a constaté que la substance sèche s'accroît constamment de mai jusqu'au milieu d'octobre, diminue jusqu'à la chute des feuilles, puis reste sensiblement invariable jusqu'au mois de mai de l'année suivante ; bien qu'il ne soit pas rationnel d'assimiler les conditions de croissance en milieu liquide à celles qui

se trouvent réalisées dans le milieu normal, on peut cependant tenir compte de ces indications, R. COMBES ayant constaté que, dans les deux cas, le sens général des variations de la substance sèche est sensiblement le même, l'amplitude seule étant modifiée. Les prélèvements de surfaces foliaires égales effectués

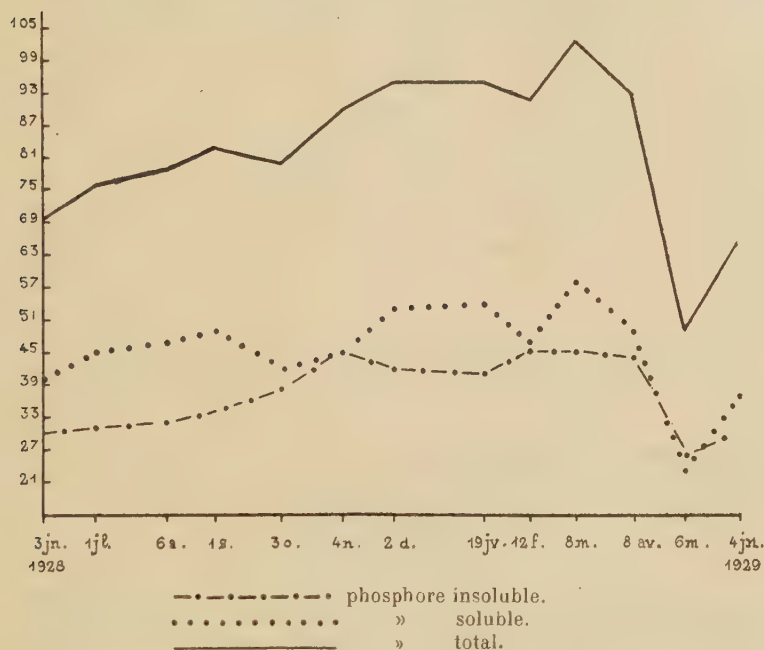


Fig. 3. — Variations du phosphore dans la Tige du Hêtre; les quantités de phosphore (en mg.), contenues dans 100 g. de substance sèche, sont indiquées en ordonnées.

sur un Hêtre adulte depuis le mois de juillet jusqu'en automne, nous ont montré (chapitre II) que les feuilles présentent le maximum de substance sèche en juillet et que celle-ci ne diminue que faiblement jusque fin septembre; on peut vraisemblablement admettre que la substance sèche des feuilles de Hêtres jeunes se comporte à peu près de la même manière, c'est-à-dire ne varie pas sensiblement pendant toute cette période. Nous en concluons que les variations de la proportion de phosphore observées dans les feuilles de juillet à septembre

peuvent être assimilées, approximativement, à des variations réelles.

De juin à septembre, les feuilles subissent une perte continue et importante de substances phosphorées : 100 g. de substance sèche renferment en juin 155 mg. de phosphore total et n'en contiennent plus que 117 mg. au début de septembre. Dans l'ensemble de la tige et de la racine, au contraire, la pro-

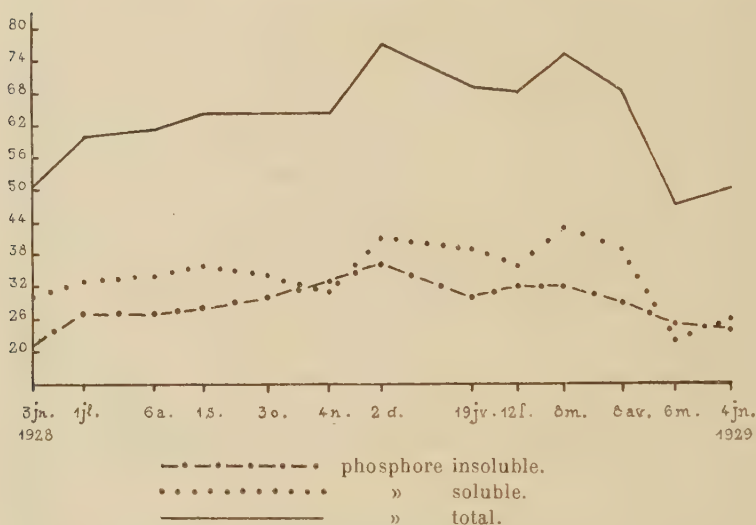


Fig. 4. — Variations du phosphore dans la RACINE du Hêtre ; les quantités de phosphore (en mg.), contenues dans 100 g. de substance sèche, sont indiquées en ordonnées.

portion de phosphore total augmente régulièrement : elle passe de 59 mg. en juin à 74 mg. en septembre ; si l'on remarque, d'autre part, que la teneur de la plante entière en phosphore total demeure presque invariable, on peut conclure que, pendant toute cette période, il se produit une migration continue des substances phosphorées des feuilles vers les organes vivaces où elles viennent s'accumuler ; la constance du taux de phosphore dans la plante entière implique d'ailleurs une absorption de cet élément par les racines : la substance sèche de la plante s'accroissant régulièrement de juin à octobre, sans que la proportion de phosphore diminue, il faut admettre que

cet élément a été absorbé continuellement et proportionnellement à l'accroissement de la matière sèche. Avec cette restriction qu'au début de la période considérée — de juin à juillet — la diminution importante observée dans les feuilles est due, pour une part, à l'augmentation de la substance sèche (maximum en juillet), on peut constater que le coefficient de migration, c'est-à-dire le rapport de la quantité de phosphore qui a

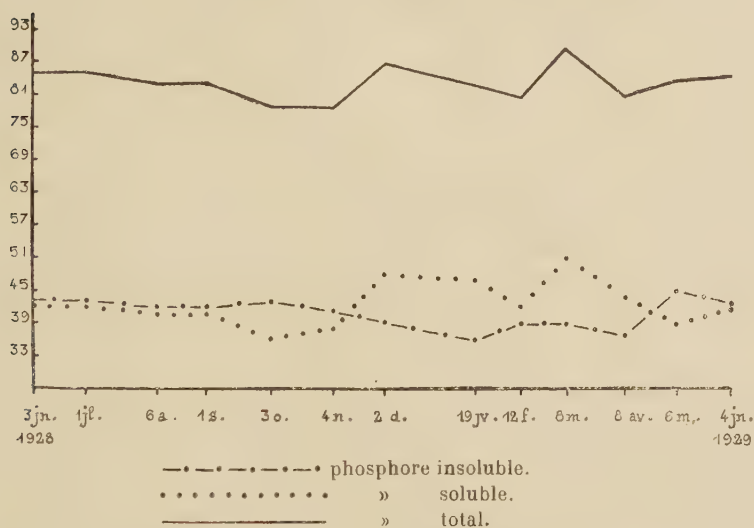


Fig. 5. — Variations du phosphore dans la PLANTE ENTIÈRE (Hêtre); les quantités de phosphore (en mg.), contenues dans 100 g. de substance sèche, sont indiquées en ordonnées.

disparu des feuilles, à la fin de la période considérée, à la quantité qu'elles renfermaient au début, s'élève à 0,24. Le phosphore soluble disparaît en proportion beaucoup plus importante que le phosphore insoluble, les coefficients de migration étant respectivement 0,40 pour le phosphore soluble, 0,14 pour le phosphore insoluble; c'est ce qui provoque l'augmentation continue du rapport i/s qui, dans les feuilles, de juin à septembre, passe de 1,47 à 2,08. Le phosphore soluble qui abandonne les feuilles se répartit en quantités sensiblement égales dans la tige et dans la racine: les coefficients d'accumulation de phosphore soluble étant respectivement, en effet, de 0,22 dans



Fig. 6. — Variations du Phosphore TOTAL dans les Trois organes du Hêtre et dans la PLANTE ENTIÈRE; les quantités de phosphore (en mg.), contenues dans 100 g. de substance sèche, sont indiquées en ordonnées.

la tige et de 0,20 dans la racine ; c'est surtout dans la racine que s'accumule le phosphore insoluble : le coefficient d'accumulation dans la tige est de 0,13 tandis qu'il s'élève à 0,33 dans la racine. Dans l'ensemble des organes vivaces, on constate que le rapport i/s demeure rigoureusement invariable :

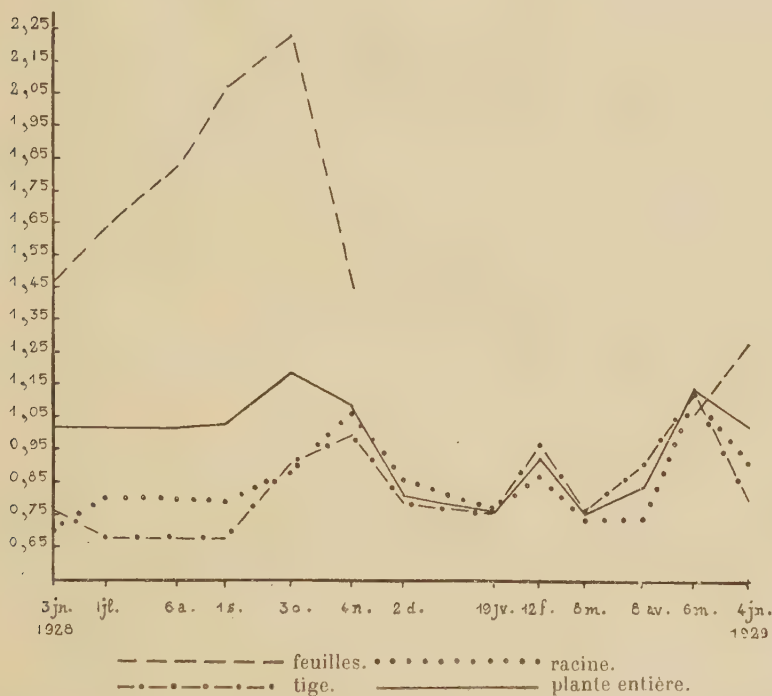


Fig. 7. — Variations du rapport $\frac{\text{phosphore insoluble}}{\text{phosphore soluble}}$ dans les Trois organes du Hêtre et dans la Plante entière.

0,73, la tige et la racine s'enrichissant autant en phosphore insoluble qu'en phosphore soluble, pendant toute la période considérée ; c'est ainsi qu'au 1^{er} septembre, ces deux « formes » de phosphore ont augmenté respectivement de 24 p. 100 et de 26,5 p. 100 par rapport aux quantités contenues en juin dans les deux organes ; l'enrichissement en phosphore total au 1^{er} septembre est évidemment représenté par un nombre voisin des deux précédents : 25,4 p. 100 ; l'accumulation dans les

organes vivaces est très sensiblement égale à la perte éprouvée par les feuilles — 24,5 p. 100 — de juin à septembre.

De septembre à novembre, c'est-à-dire dans la période du jaunissement des feuilles, la migration des substances phosphorées va s'accroître d'une manière particulièrement intense. Pour interpréter les résultats d'analyses intéressant ce stade de développement du Hêtre, nous rappellerons que la substance sèche de la plante entière cesse d'augmenter vers le milieu d'octobre. Nous tiendrons compte également de la perte de substance sèche, éprouvée par les feuilles, de septembre à novembre; R. COMBES (77), opérant sur des feuilles de Hêtre de même âge, comparables en tous points à celles que nous avons analysées, détermina la perte absolue de matière sèche présentée par les feuilles, de septembre à novembre; les résultats obtenus par cet auteur nous ont permis de calculer approximativement, en ce qui concerne les feuilles que nous avons étudiées, qu'une même surface foliaire pesant 100 mg. à la date du 1^{er} septembre, ne pèse plus que 96 mg. le 3 octobre et 82 mg. le 4 novembre; il nous a donc été possible d'exprimer, pour les récoltes d'octobre et de novembre, les variations réelles des différentes « formes » de phosphore correspondant aux valeurs relatives indiquées dans les tableaux (voir les nombres entre parenthèses, tableau XXVII, colonnes d'octobre et de novembre). On constate alors que le phosphore insoluble contenu dans les feuilles passe de 79 mg. à 41 mg. entre le 1^{er} septembre et le 4 novembre, le phosphore soluble de 38 mg. à 28 mg., le phosphore total de 117 mg. à 69 mg.; le coefficient de migration du phosphore total pendant la période de deux mois s'étendant du 1^{er} septembre au 4 novembre s'élève à 0,41 alors qu'il n'était que de 0,24 à la fin de la période précédente comprenant 4 mois; la migration du phosphore des feuilles en voie de jaunissement vers l'axe, est donc nettement exaltée, elle s'effectue avec une rapidité 3 à 4 fois plus grande que pendant le stade précédent. Il faut remarquer d'ailleurs que les échanges de substances phosphorées qui se produisent entre les feuilles et les organes vivaces, de septembre à novembre sont nettement différents, au point de vue qualitatif, de ceux qui ont eu lieu de juin à septembre: du 1^{er} septembre au

4 novembre, le phosphore insoluble contenu dans les feuilles a diminué dans la proportion de 41 p. 100 alors que le phosphore soluble ne diminue que de 26,3 p. 100 ; c'est donc surtout le phosphore insoluble qui disparaît tandis que, dans la période précédente, la diminution portait surtout sur le phosphore soluble ; c'est ce qui explique que le rapport i/s, qui augmentait régulièrement dans les feuilles de juin à octobre, diminue brusquement d'octobre à novembre, tombant de 2,24 à 1,45.

Corrélativement à cette disparition, dans les feuilles, des substances phosphorées affectant surtout le phosphore insoluble, celui-ci augmente respectivement de 32,3 p. 100 dans la tige et de 17,8 p. 100 dans la racine ; au 4 novembre, dans l'ensemble de la tige et de la racine, l'augmentation est de 25,8 p. 100 par rapport à la quantité initiale contenue dans ces deux organes au 1^{er} septembre. L'accumulation du phosphore insoluble qui a lieu dans les organes vivaces montre que la totalité du phosphore venant des feuilles prend la forme insoluble en arrivant dans la tige et dans la racine ; une partie du phosphore soluble existant primitivement dans ces deux organes passe également sous forme insoluble : en effet, dans la tige et dans la racine, le phosphore soluble diminue, respectivement, de 8,2 p. 100 et de 13,9 p. 100. Enfin, on constate qu'en octobre, la plante entière s'est appauvrie en phosphore total : tandis que 100 g. de substance sèche renfermaient 83 mg. de phosphore le 1^{er} septembre, ils n'en contiennent plus que 79 mg. le 3 octobre ; la plante supporte donc, entre septembre et octobre, une perte de phosphore portant uniquement sur la partie soluble, s'élevant à environ 5 p. 100 de la quantité de phosphore total contenue dans la plante au 1^{er} septembre ; comme il est impossible d'attribuer cette disparition de phosphore à la lixiviation par les pluies et les rosées — à cette époque les feuilles étaient encore vertes — on est obligé d'admettre l'hypothèse d'une perte par excrétion radiculaire.

De novembre à décembre, la proportion du phosphore total contenu dans l'ensemble de la tige et de la racine subit la plus forte augmentation qu'il soit possible d'observer au cours de tout le cycle annuel de développement du Hêtre : de 77 mg.

en novembre, elle passe en effet à 87 mg. en décembre ; cet enrichissement porte exclusivement sur les composés phosphorés solubles et s'élève respectivement pour la tige à 17,8 p. 100, pour la racine à 32,2 p. 100 de la proportion du phosphore soluble contenu en novembre dans chacun de ces deux organes. Il est difficile d'admettre qu'une absorption aussi importante se soit produite à cette époque de l'année, surtout si l'on rappelle que, dans la période précédente, la plante entière s'est appauvrie en phosphore par suite, vraisemblablement, d'une excrétion radiculaire. Cette excrétion, nous allons le voir, dans la suite, semble d'ailleurs se manifester de nouveau à partir de décembre et se poursuivre jusqu'à fin février. La brusque augmentation des composés phosphorés dans les organes vivaces, de novembre à décembre, est due, probablement, à la migration des substances phosphorées contenues dans les feuilles et à leur accumulation dans la tige et la racine : cette diffusion du phosphore des feuilles vers les organes vivaces se serait effectuée entre la récolte du 4 novembre et la chute des feuilles qui s'est produite vers le 20 novembre.

De décembre à février, la plante éprouve une perte en phosphore total relativement importante : 7 p. 100 environ de la quantité de substances phosphorées qu'elle contenait en décembre. Cette perte est supportée par la tige — 3,1 p. 100 — mais surtout par la racine : 11,7 p. 100. On peut d'ailleurs constater que, pour l'ensemble tige et racine, cette diminution porte uniquement sur la « forme » soluble. Nous admettrons que l'excrétion radiculaire qui s'est manifestée déjà de septembre à octobre, s'est interrompue en novembre, puis, s'est poursuivie de décembre à fin février.

De février à mars, tandis que la quantité de phosphore insoluble reste rigoureusement invariable, il se produit, dans l'ensemble de la plante, une accumulation considérable des substances phosphorées solubles, qui augmentent respectivement dans la tige et la racine de 23,4 p. 100 et de 19,4 p. 100. C'est la plus forte augmentation du taux de phosphore soluble qu'on puisse observer dans un temps aussi court, sauf pendant la période du jaunissement des feuilles. Une variation aussi importante, à cette époque de l'année, est difficile à interpréter ; il est

possible que la température très rigoureuse qui a sévi pendant le mois de février 1929 (la récolte de février a été effectuée au début des grands froids, par -15° — -18° environ) ne soit pas étrangère à ce changement dans la concentration des tissus en phosphore ; on sait en effet que l'action du froid a pour effet d'augmenter la pression osmotique du contenu cellulaire ; H. WALTER (140) a observé, précisément pendant l'hiver 1928-1929 où nous avons effectué nos récoltes de Hêtre, que les feuilles de plantes à feuillage persistant ont présenté une augmentation lente et continue de leur pression osmotique ; peut-être le même phénomène se produit-il dans la tige et la racine. On pourrait ainsi s'expliquer l'augmentation importante de la teneur en phosphore total dans l'ensemble de la plante par une absorption sélective des sels solubles, dont il faudrait rechercher la cause dans l'action des basses températures.

En avril nous retrouvons sensiblement, pour les diverses formes de phosphore contenues dans la tige et la racine, les mêmes concentrations qu'en février.

En mai, la tige et la racine, fonctionnant comme organes de réserves, abandonnent aux jeunes feuilles qui viennent de s'épanouir, 42 p. 100 de la quantité de phosphore total qu'elles renfermaient en avril. La tige est épuisée au maximum puisqu'elle perd, au profit des jeunes feuilles, 47,3 p. 100 de phosphore total emprunté aux deux « formes » insoluble et soluble dans les proportions respectives de 41 p. 100 et 53 p. 100 ; la racine s'épuise moins, elle ne perd, en effet, que 31 p. 100 de phosphore total, 13,8 p. 100 de phosphore insoluble et 43,6 p. 100 de phosphore soluble ; la tige abandonne donc aux jeunes feuilles beaucoup plus de phosphore insoluble que la racine. En même temps, il s'est produit une légère absorption à partir du sol, puisque la teneur de la plante entière en phosphore total passe de 81 mg. en avril, à 84 mg. en mai ; mais on remarquera combien cette absorption est faible par rapport aux quantités considérables de substances phosphorées qui diffusent vers l'appareil foliaire. Les feuilles présentent en mai leur teneur maximum en phosphore total, insoluble et soluble ; à aucun moment de l'année, en effet, on ne peut constater un taux de phosphore total aussi élevé : 311 mg. pour 100 g.

de substance sèche. En réalité, cette concentration très élevée des jeunes feuilles en phosphore tient à ce qu'elles n'ont pas encore accumulé de glucides.

En juin 1929, la proportion du phosphore contenu dans les feuilles a diminué déjà de 50 p. 100 environ ; cette diminution étant, au moins en partie, attribuable à l'accroissement rapide des glucides. Enfin, on peut constater que, pour chacun des trois organes de la plante, le taux des différentes formes de phosphore tend vers des proportions voisines de celles que nous avons trouvées un an auparavant. La migration du phosphore des feuilles vers l'axe, phénomène que nous avons mis en évidence à partir de juin 1928, a déjà repris son cours : il est, en effet, impossible d'expliquer autrement l'enrichissement important de la tige, en phosphore, étant donné que le taux de phosphore total, dans la plante entière, ne varie pas sensiblement de mai à juin.

La fraction du phosphore total que nous avons appelée « phosphore insoluble » étant surtout constituée par du phosphore protéique, les faits qui viennent d'être exposés vont nous permettre de dégager le sens général de l'évolution des substances phosphorées au cours du cycle annuel de développement du Hêtre ; nous pourrions le comparer à celui des substances azotées étudié sur la même plante, par R. COMBES et M. PINEY (82) (83).

Un fait retient tout d'abord l'attention : la constance de la proportion de phosphore contenu dans la plante entière d'une année à l'autre. Pendant toute la période où la plante possède des feuilles vertes, le taux de phosphore total ne varie en effet que de 83 mg. à 85 mg. pour 100 g. de substance sèche. On n'observe pas une telle constance dans la proportion d'azote.

Au printemps, dès l'épanouissement des bourgeons, la moitié environ de la quantité de phosphore contenue dans les organes vivaces, diffuse rapidement vers les feuilles en voie d'accroissement. A ce moment, la concentration en phosphore est six à sept fois plus grande dans les tissus foliaires que dans l'ensemble des organes vivaces. On observe pour l'azote un phénomène semblable, mais il n'existe pas une différence aussi grande

entre la richesse des feuilles en azote et celle des organes vivaces.

Il se produit ensuite une migration des substances phosphorées des feuilles vers la tige et la racine où elles viennent s'accumuler ; la migration commence avant même que les feuilles aient terminé leur croissance et se poursuit jusqu'à leur chute ; la teneur des feuilles en phosphore diminue en effet régulièrement, de mai à décembre, tandis que dans la même période, le taux de phosphore des organes axiaux augmente d'une manière continue. Par suite, au moment de la chute des feuilles, la proportion du phosphore contenu dans chacun des trois organes de la plante est sensiblement la même. Cette migration continue du phosphore vers la tige et la racine prend le caractère d'une véritable évacuation au moment du jaunissement des feuilles : en novembre, celles-ci ont abandonné à l'axe 31 p. 100 du phosphore total qu'elles renfermaient en octobre. L'évacuation des formes solubles s'effectue régulièrement au fur et à mesure de l'hydrolyse du phosphore insoluble, de sorte que la variation entre les taux de substances phosphorées solubles contenues dans les feuilles d'octobre et dans les feuilles de novembre reste très faible ; le rapport i/s diminue brusquement du fait de la migration du phosphore insoluble. En ce qui concerne les variations de l'azote, les phénomènes sont nettement différents, au moins au début de la période considérée ; tandis que de mai à juillet, on observe dans les feuilles une diminution continue du phosphore insoluble et du phosphore soluble, l'azote protéique s'accumule au contraire, aux dépens de l'azote soluble, jusqu'en juillet. A partir de juillet et jusqu'en novembre les variations de l'azote et du phosphore dans les feuilles suivent une marche sensiblement parallèle : diminution continue d'azote insoluble et de phosphore insoluble ; mais pendant que l'évacuation des produits phosphorés résultant des hydrolyses s'effectue avec une rapidité égale à celle des hydrolyses elles-mêmes, l'évacuation des produits azotés se fait moins vite que les hydrolyses correspondantes. On observe, dans la tige et la racine, d'août à novembre, une accumulation d'azote total et de phosphore total, cependant la condensation des substances phosphorées est plus rapide que celle

des substances azotées, ce qui laisserait croire que le phosphore entre plus rapidement que l'azote dans les groupements à grosse molécule.

Le coefficient de migration de l'azote total des feuilles vers la tige et la racine semble d'ailleurs être comparable à celui du phosphore total.

Remarquons que, pendant toute leur existence, les feuilles sont beaucoup plus riches en phosphore protéique qu'en phosphore soluble ; au contraire, dans la tige et la racine la quantité de phosphore soluble est toujours plus élevée que celle du phosphore protéique.

De septembre à octobre et de décembre à février, la plante entière s'appauvrit en phosphore, vraisemblablement à la suite d'une excrétion par les racines ; une excrétion de substances azotées a également été observée mais à des époques différentes : en novembre et en mai.

En mars, la plante s'enrichit considérablement en phosphore soluble ; nous avons attribué ce phénomène à la rigueur exceptionnelle de la température pendant l'hiver 1928-1929.

Le pourcentage de la plante entière en phosphore total est semblable en juin 1929, à celui que nous avons trouvé en juin 1928 ; la répartition des différentes « formes » de phosphore, dans les divers organes, est à peu près la même.

CHAPITRE V

VARIATIONS QUANTITATIVES ET QUALITATIVES DES SUBSTANCES SULFURÉES DANS LES ORGANES DU HÊTRE AU COURS DU CYCLE ANNUEL DE DÉVELOPPEMENT

L'importance du soufre en biologie végétale est connue depuis longtemps et cependant les physiologistes se sont préoccupés beaucoup moins de cet élément que des autres constituants minéraux des tissus. Les travaux effectués en vue de suivre les variations quantitatives du soufre, dans les plantes ligneuses vivaces, au cours de leur croissance, ont été limités à l'analyse des feuilles ou des rameaux feuillés. Jusqu'ici, l'évolution de ce métalloïde n'a pas été étudiée à la fois dans les différents organes et dans l'ensemble d'une même plante, aux divers stades du développement annuel. Ajoutons qu'il est impossible, en ce qui concerne le soufre, de tenir compte des résultats obtenus par la plupart des auteurs dont nous avons commenté les travaux. A l'exception de quelques-uns d'entre eux — G. ANDRÉ en particulier — ces physiologistes ont toujours dosé le soufre sur la cendre résultant de la calcination des organes étudiés. Nous avons vu que, par ce procédé, une grande partie du soufre échappe à l'analyse en se volatilissant pendant l'incinération.

Nous avons montré qu'il se produit, dans le Hêtre, à l'automne, une véritable évacuation d'azote et de phosphore, des feuilles en voie de jaunissement vers les organes vivaces; inversement une grande partie de l'azote et du phosphore contenus dans la tige et la racine émigre, au printemps, dans les jeunes feuilles en voie de développement. Le soufre se comporte-t-il de la même manière? Certains auteurs ont observé, au contraire, à l'automne, une accumulation des substances sulfurées dans

les feuilles en voie de jaunissement ; au printemps, d'après un travail récent de A. RIPPEL (118), il ne se produirait aucun échange de substances sulfurées entre les organes axiaux et les jeunes feuilles en voie de croissance.

Les dosages de soufre que nous avons effectués sur la totalité des différents organes du Hêtre, et par conséquent sur la plante entière, en utilisant la méthode dont nous avons vérifié l'exactitude (14), vont nous permettre d'étudier d'une manière plus précise, ces phénomènes particuliers à la vie des arbres à feuilles caduques, au printemps et à l'automne. Nous pourrions établir, comme pour le phosphore, le bilan du soufre dans la plante entière, préciser l'importance des migrations de substances sulfurées entre les différents organes de la plante, suivre les échanges entre le sol et les racines pendant tout un cycle annuel de développement.

I. — TECHNIQUE

Les jeunes plants de Hêtre proviennent de la même station et ont été récoltés en même temps que les exemplaires sur lesquels nous avons suivi les variations des substances phosphorées. A chacune des treize récoltes effectuées, du 3 juin 1928 au 4 juin 1929, 40 plants furent destinés à l'étude des variations du soufre ; ceux-ci furent partagés en 4 lots de 10 Hêtres aussi semblables que possible ; les destructions, les dosages de soufre, portèrent respectivement sur les feuilles, les tiges, les racines d'un même lot ; auparavant, on sépara, dans chaque organe, les composés sulfurés insolubles des composés solubles dans l'acide trichloracétique à 10 p. 100, selon la technique décrite au chapitre III. Le volume d'acide trichloracétique employé à chaque traitement (50 cc.) est si grand par rapport aux faibles quantités de composés sulfurés contenues dans nos prises d'essais qu'on peut considérer que tous les sulfates, même les moins solubles, passent en solution ; d'autre part, étant donné que la cystine, si elle existe dans le matériel que nous avons traité, est soluble dans la solution trichloracétique, nous pouvons considérer que la fraction du soufre total qui

passé dans le filtrat (cette fraction a été appelée : « soufre soluble ») renferme toutes les substances sulfurées entrant dans la composition des tissus, à l'exception des composés protéiques sulfurés. La fraction qui est précipitée par le réactif trichloracétique a été appelée « soufre insoluble » ; elle correspond au soufre contenu dans les substances protéiques.

Les résultats que nous avons obtenus, exprimés en mg. de soufre contenus dans 100 gr. de substance sèche, ont été réunis dans les tableaux XXIX-XLI, chacun d'eux correspondant à une récolte. Chaque tableau indique pour les différents lots et pour l'ensemble de la récolte :

1° le poids de la substance sèche contenue dans chaque organe et dans la plante entière ;

2° les quantités de soufre « insoluble », « soluble » et « total » trouvées à l'analyse dans chaque organe respectivement et dans la plante entière ;

3° les teneurs de 100 gr. de substance sèche en ces différentes « formes » de soufre dans chaque organe et dans la plante entière, calculées d'après les résultats précédents ;

4° le rapport des quantités de soufre « insoluble » à celles du soufre « soluble » dans chaque organe et dans la plante entière.

L'étude des variations qui se produisent d'une récolte à l'autre pourra se limiter à l'examen des deux tableaux XLII et XLIII, dans lesquels nous avons réuni l'ensemble des résultats fournis par l'analyse des 13 récoltes successives. Les variations quantitatives des diverses « formes » de substances sulfurées, dans les différents organes et dans la plante entière, observées de juin 1928 à juin 1929, ainsi que les variations du rapport $\frac{\text{soufre insoluble}}{\text{soufre soluble}}$, ont été traduites en graphiques (Voir les fig. 8, 9, 10, 11, 12, 13).

TABLEAU XXIX

Récolte du 3 juin 1928. Feuilles vertes								
	Substance sèche	Soufre						Rapport du soufre insoluble au soufre soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Feuilles	1.731	2,20	1,65	3,85	127	95	222	1,33
Tiges.	2.228	1,24	0,96	2,20	55	43	98	1,29
Racines	2.067	1,10	1,65	2,75	53	80	133	0,67
Plantes entières . . .	6 026	4,54	4,26	8,80	75	71	146	1,07
<i>Deuxième lot :</i>								
Feuilles	1.422	1,65	1,79	3,44	116	126	242	0,92
Tiges.	1 910	1,10	1,37	2,47	57	72	129	0,80
Racines	2 105	1,51	1,37	2,88	71	65	136	1,10
Plantes entières . . .	5.437	4,26	4,53	8,79	78	83	161	0,94
<i>Troisième lot :</i>								
Feuilles	1.552	1,99	1,86	3,85	120	128	248	1,07
Tiges.	1.961	1,24	1,10	2,34	63	56	119	1,13
Racines	2.201	1,37	1,79	3,16	62	81	143	0,76
Plantes entières . . .	5.714	4,60	4,75	9,35	80	83	163	0,97
<i>Quatrième lot :</i>								
Feuilles	1.567	1,72	1,99	3,71	109	127	236	0,86
Tiges	2.121	1,24	1,24	2,48	58	58	116	1,00
Racines	2.310	1,37	1,99	3,36	59	86	145	0,69
Plantes entières . . .	5 998	4,33	5,22	9,55	72	87	159	0,82
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Feuilles	6.272	7,56	7,29	14,85	120	116	236	1,04
Tiges.	8 220	4,82	4,67	9,49	59	56	115	1,03
Racines	8.683	5,35	6,80	12,15	61	78	139	0,79
Plantes entières . . .	23.175	17,73	18,76	36,49	76	81	157	0,94

TABLEAU XXX

Récolte du 1 ^{er} juillet 1928. Feuilles vertes								
	Substance sèche	Soufre						Rapport du soufre insoluble au soufre soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Feuilles	1.570	1,72	1,79	3,51	109	114	223	0,96
Tiges.	2.550	1,17	1,17	2,34	46	45	91	1,00
Racines	2.664	1,03	2,13	3,16	39	79	118	0,48
Plantes entières . .	6.788	3,92	5,09	9,01	58	74	132	0,77
<i>Deuxième lot :</i>								
Feuilles	1.593	1,72	1,79	3,51	108	112	220	0,96
Tiges.	2.314	1,37	1,31	2,68	59	57	116	1,05
Racines	2.114	1,31	1,99	3,30	62	94	156	0,66
Plantes entières . .	6.021	4,40	5,09	9,49	73	84	157	0,86
<i>Troisième lot :</i>								
Feuilles	1.615	2,20	2,13	4,33	136	132	268	1,03
Tiges.	2.387	1,44	1,31	2,75	60	55	115	1,09
Racines	2.088	1,17	1,72	2,89	56	82	138	0,68
Plantes entières . .	6.090	4,81	5,16	9,97	79	85	164	0,93
<i>Quatrième lot :</i>								
Feuilles	1.615	1,92	2,07	3,99	119	128	247	0,93
Tiges.	2.319	1,17	1,10	2,27	50	47	97	1,06
Racines	2.182	1,17	1,86	3,03	53	85	138	0,63
Plantes entières . .	6.116	4,26	5,03	9,29	70	82	152	0,85
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Feuilles	6.393	7,56	7,78	15,34	118	122	240	0,97
Tiges.	9.570	5,15	4,89	10,04	54	51	105	1,05
Racines	9.052	4,68	7,70	12,38	52	85	137	0,60
Plantes entières . .	25.015	17,39	20,37	37,76	69	81	150	0,85

TABLEAU XXXI

Récolte du 6 août 1928. Feuilles vertes								
	Substance sèche	Soufre						Rapport du soufre insoluble au soufre soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Feuilles	4.696	1,86	1,31	3,17	110	77	187	1,42
Tiges.	2.736	1,24	1,03	2,27	45	37	82	1,20
Racines	2.391	1,03	1,65	2,68	43	69	112	0,62
Plantes entières . .	6.843	4,13	3,99	8,12	60	58	118	1,03
<i>Deuxième lot :</i>								
Feuilles	4.718	1,72	1,44	3,16	100	83	183	1,19
Tiges.	2.514	1,24	1,03	2,27	49	41	90	1,20
Racines	2.445	1,17	1,86	3,03	48	76	124	0,63
Plantes entières . .	6.677	4,13	4,33	8,46	62	65	127	0,95
<i>Troisième lot :</i>								
Feuilles	4.603	1,79	1,31	3,10	112	82	194	1,37
Tiges.	2.710	1,24	1,10	2,34	46	40	86	1,13
Racines	2.388	1,03	1,86	2,89	43	78	121	0,55
Plantes entières . .	6.701	4,06	4,27	8,33	61	64	125	0,95
<i>Quatrième lot :</i>								
Feuilles	4.479	1,44	1,17	2,61	97	79	176	1,37
Tiges.	2.609	0,96	0,96	1,92	37	37	74	1,13
Racines	2.335	0,96	1,79	2,75	41	77	118	0,55
Plantes entières . .	6.423	3,36	3,92	7,28	52	61	113	0,95
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Feuilles	6.496	6,81	5,23	12,04	105	80	185	1,30
Tiges.	10.589	4,68	4,12	8,80	44	39	83	1,13
Racines	9.559	4,19	7,16	11,35	44	75	119	0,58
Plantes entières . .	26.644	15,68	16,51	32,19	59	62	121	0,95

TABLEAU XXXII

Récolte du 1 ^{er} septembre 1928. Feuilles vertes							
	Substance sèche	Soufre					
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)		
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Rapport du soufre insoluble au soufre soluble
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.
Feuilles	1.638	1,72	1,44	3,16	105	88	1,19
Tiges.	2.622	1,31	1,17	2,48	50	44	1,12
Racines	2.768	1,37	2,13	3,50	49	77	0,64
Plantes entières	7.028	4,40	4,74	9,14	63	67	0,93
<i>Deuxième lot :</i>							
Feuilles	1.683	1,58	1,51	3,09	94	90	1,05
Tiges.	2.581	1,10	1,03	2,13	43	40	1,07
Racines	2.760	1,24	1,99	3,23	45	72	0,62
Plantes entières	7.024	3,92	4,53	8,45	56	64	0,86
<i>Troisième lot :</i>							
Feuilles	1.703	1,65	1,58	3,23	97	93	1,04
Tiges.	2.515	1,03	0,96	1,99	41	38	1,07
Racines	2.788	1,10	1,86	2,96	39	67	0,59
Plantes entières	7.006	3,78	4,40	8,18	54	63	0,85
<i>Quatrième lot :</i>							
Feuilles	1.635	1,51	1,37	2,88	92	84	1,10
Tiges.	2.524	1,24	0,96	2,20	49	38	1,29
Racines	2.757	1,17	1,99	3,16	42	72	0,59
Plantes entières	6.916	3,92	4,32	8,24	57	62	0,91
<i>Ensemble de la récolte :</i>							
Feuilles	6.659	6,46	5,90	12,36	97	89	1,09
Tiges.	10.242	4,68	4,12	8,80	46	40	1,13
Racines	11.073	4,88	7,97	12,85	44	72	0,61
Plantes entières	27.974	16,02	17,99	34,01	57	64	0,89

TABLEAU XXXIII

Récolte du 3 octobre 1928. Feuilles vertes								
	Substance sèche	Soufre						Rapport du soufre insoluble au soufre soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Feuilles	1.545	1,65	1,44	3,09	107	93	200	1,14
Tiges	2.507	1,24	1,10	2,34	49	44	93	1,13
Racines	2.489	1,31	1,86	3,17	53	75	128	0,70
Plantes entières . .	6.541	4,20	4,40	8,60	64	67	131	0,95
<i>Deuxième lot :</i>								
Feuilles	1.593	1,51	1,51	3,02	95	95	190	1,00
Tiges	2.634	1,10	1,24	2,34	42	47	89	0,89
Racines	2.399	1,10	1,92	3,02	46	80	126	0,57
Plantes entières . .	6.626	3,71	4,67	8,38	56	70	126	0,79
<i>Troisième lot :</i>								
Feuilles	1.737	1,72	1,37	3,09	99	79	178	1,25
Tiges	2.760	1,17	1,10	2,27	42	40	82	1,06
Racines	2.682	1,31	1,79	3,10	49	67	116	0,73
Plantes entières . .	7.179	4,20	4,26	8,46	58	59	117	0,98
<i>Quatrième lot :</i>								
Feuilles	1.623	1,58	1,37	2,95	97	84	181	1,15
Tiges	2.575	1,24	1,10	2,34	48	43	91	1,13
Racines	2.462	1,17	1,99	3,16	47	81	128	0,59
Plantes entières . .	6.660	3,99	4,46	8,45	60	67	127	0,89
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Feuilles	6.498	6,46	5,69	12,15	99	87	186	1,13
Tiges	10.476	4,75	4,54	9,29	45	43	88	1,05
Racines	10.032	4,89	7,56	12,45	49	75	124	0,65
Plantes entières . .	27.006	16,10	17,79	33,89	60	66	126	0,90

TABLEAU XXXIV

Récolte du 4 novembre. Feuilles jaune-brun-vert								
	Substance sèche	Soufre						Rapport du soufre insoluble au soufre soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Feuilles	1.080	1,24	1,03	2,27	115	95	210	1,20
Tiges.	2.780	1,37	1,51	2,88	49	54	103	0,91
Racines	2.950	1,31	2,07	3,38	44	70	114	0,63
Plantes entières . .	6 810	3,92	4,61	8,53	57	68	125	0,85
<i>Deuxième lot :</i>								
Feuilles	1.147	1,17	1,24	2,41	102	108	210	0,94
Tiges.	3.129	1,51	1,58	3,09	48	50	98	0,95
Racines	2.854	1,24	2,13	3,37	43	75	118	0,58
Plantes entières . .	7.130	3,92	4,95	8,87	55	69	124	0,79
<i>Troisième lot :</i>								
Feuilles	1.104	1,10	1,37	2,47	100	124	224	0,80
Tiges.	3.080	1,58	1,79	3,37	51	58	109	0,88
Racines	3.230	1,31	2,20	3,51	41	68	109	0,59
Plantes entières . .	7.414	3,99	5,36	9,35	54	72	126	0,74
<i>Quatrième lot :</i>								
Feuilles	1.430	1,37	1,51	2,88	96	105	201	0,91
Tiges.	3.419	1,51	1,92	3,43	44	56	100	0,79
Racines	3.042	1,17	2,41	3,58	38	79	117	0,48
Plantes entières . .	7.891	4,05	5,84	9,89	51	74	125	0,69
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Feuilles	4.761	4,88	5,15	10,03	102	108	210	0,95
Tiges.	12.408	5,97	6,80	12,77	48	55	103	0,88
Racines	12.076	5,03	8,81	13,84	42	73	115	0,57
Plantes entières . .	29.245	15,88	20,76	36,64	54	71	125	0,76

TABLEAU XXXV

Récolte du 2 décembre 1928. Les feuilles sont tombées								
	Substance sèche	Soufre						Rapport du soufre insoluble au soufre soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Tiges.	3.407	1,44	1,65	3,09	46	53	99	0,87
Racines	2.473	1,17	2,34	3,51	47	95	142	0,50
Plantes entières . . .	5.580	2,61	3,99	6,60	47	71	118	0,65
<i>Deuxième lot :</i>								
Tiges.	2.978	1,24	1,58	2,82	42	53	95	0,78
Racines	2.888	1,24	2,34	3,58	43	81	124	0,53
Plantes entières . . .	5.866	2,48	3,92	6,40	42	67	109	0,63
<i>Troisième lot :</i>								
Tiges.	3.449	1,37	1,86	3,23	40	54	94	0,74
Racines	2.807	1,03	2,34	3,37	37	83	120	0,44
Plantes entières . . .	6.256	2,40	4,20	6,60	38	67	105	0,57
<i>Quatrième lot :</i>								
Tiges.	3.028	1,44	1,65	3,09	47	54	101	0,87
Racines	2.676	0,82	2,41	3,23	31	90	121	0,34
Plantes entières . . .	5.704	2,26	4,06	6,32	40	71	111	0,56
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Tiges.	12.562	5,49	6,74	12,23	44	54	98	0,81
Racines	10.844	4,26	9,43	13,69	39	87	126	0,45
Plantes entières . . .	23.406	9,75	16,17	25,92	42	69	111	0,60

TABLEAU XXXVI

Récolte du 19 janvier 1929								
	Substance sèche	Soufre						Rapport du soufre insoluble au soufre soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Tiges	2.889	1,37	1,79	3,16	47	62	169	0,76
Racines	2.450	1,17	2,07	3,24	48	84	132	0,56
Plantes entières . .	5.339	2,54	3,86	6,40	47	72	119	0,66
<i>Deuxième lot :</i>								
Tiges.	3.093	1,37	1,86	3,23	44	60	104	0,74
Racines	2.467	1,03	1,92	2,95	42	78	120	0,54
Plantes entières . .	5.560	2,40	3,78	6,18	43	68	111	0,63
<i>Troisième lot :</i>								
Tiges.	3.080	1,51	1,65	3,16	49	53	162	0,91
Racines	2.472	1,03	1,86	2,89	42	75	117	0,55
Plantes entières . .	5.552	2,54	3,51	6,05	46	63	169	0,72
<i>Quatrième lot :</i>								
Tiges.	3.074	1,24	1,65	2,89	40	54	94	0,75
Racines	2.764	1,03	1,99	3,02	37	72	109	0,52
Plantes entières . .	5.838	2,27	3,64	5,91	39	62	101	0,62
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Tiges.	12.136	5,49	6,95	12,44	45	57	102	0,79
Racines	10.153	4,26	7,84	12,10	42	77	119	0,54
Plantes entières . .	22.289	9,75	14,79	24,54	44	66	110	0,66

TABLEAU XXXVII

Récolte du 12 février 1929. Température : — 15° — 18°								
	Substance sèche	Soufre						Rapport du soufre insoluble au soufre soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Tiges.	2.307	1,03	1,37	2,40	45	39	104	0,75
Racines	1.897	0,82	1,44	2,26	43	76	119	0,57
Plantes entières . . .	4.204	1,85	2,81	4,66	44	67	111	0,66
<i>Deuxième lot :</i>								
Tiges.	2.404	1,03	1,51	2,54	49	72	121	0,68
Racines	1.872	0,76	1,37	2,13	41	73	114	0,55
Plantes entières . . .	3.976	1,79	2,88	4,67	45	72	117	0,62
<i>Troisième lot :</i>								
Tiges.	2.289	0,96	1,37	2,33	42	60	102	0,70
Racines	1.879	0,82	1,58	2,40	44	84	128	0,52
Plantes entières . . .	4.168	1,78	2,95	4,73	43	71	114	0,60
<i>Quatrième lot :</i>								
Tiges.	2.434	0,96	1,40	2,06	45	51	96	0,87
Racines	1.828	0,82	1,58	2,40	45	86	131	0,52
Plantes entières . . .	3.962	1,78	2,68	4,46	45	68	113	0,66
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Tiges.	8.834	3,98	5,35	9,33	45	60	105	0,74
Racines	7.476	3,22	5,97	9,19	43	80	123	0,54
Plantes entières . . .	16.310	7,20	11,32	18,52	44	69	113	0,64

TABLEAU XXXVIII

Récolte du 8 mars 1929								
	Substance sèche	Soufre						Rapport du soufre insoluble au soufre soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Tiges.	3.343	1,34	1,92	3,23	39	58	97	0,68
Racines	2.826	1,10	2,07	3,17	39	73	112	0,53
Plantes entières. . .	6.139	2,44	3,99	6,40	39	65	104	0,60
<i>Deuxième lot :</i>								
Tiges.	3.154	1,34	1,72	3,03	41	54	95	0,76
Racines	2.749	1,10	2,34	3,44	40	85	125	0,47
Plantes entières . . .	5.903	2,44	4,06	6,47	41	69	110	0,59
<i>Troisième lot :</i>								
Tiges.	3.093	1,24	1,72	2,96	40	56	96	0,72
Racines	2.581	1,03	2,07	3,10	40	80	120	0,50
Plantes entières . . .	5.674	2,27	3,79	6,06	40	67	107	0,60
<i>Quatrième lot :</i>								
Tiges	3.285	1,34	1,65	2,96	40	50	90	0,79
Racines	2.576	0,96	2,13	3,09	37	83	120	0,50
Plantes entières . . .	5.861	2,27	3,78	6,05	39	64	103	0,60
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Tiges.	12.845	5,17	7,04	12,18	40	54	94	0,74
Racines	10.732	4,19	8,61	12,80	39	80	119	0,49
Plantes entières . . .	23.577	9,36	15,62	24,98	40	66	106	0,60

TABLEAU XXXIX

Récolte du 8 avril 1929								
	Substance sèche	Soufre						Rapport du soufre insoluble au soufre soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Tiges.	3.430	1,44	1,63	3,09	42	48	90	0,87
Racines	2.584	1,31	1,99	3,30	51	77	128	0,66
Plantes entières . . .	6.014	2,75	3,64	6,39	46	60	106	0,75
<i>Deuxième lot :</i>								
Tiges.	3.237	1,31	1,63	2,96	40	51	91	0,79
Racines	2.957	1,17	2,34	3,51	39	79	118	0,50
Plantes entières . . .	6.194	2,48	3,99	6,47	40	64	104	0,62
<i>Troisième lot :</i>								
Tiges.	3.084	1,37	1,72	3,09	44	56	100	0,80
Racines	3.099	1,24	2,61	3,85	40	84	124	0,47
Plantes entières . . .	6.183	2,61	4,33	6,94	42	70	112	0,60
<i>Quatrième lot :</i>								
Tiges.	3.235	1,24	1,51	2,75	38	47	85	0,82
Racines	2.742	1,03	2,07	3,10	37	75	112	0,50
Plantes entières . . .	5.977	2,27	3,58	5,85	38	60	98	0,63
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Tiges.	12.986	5,36	6,53	11,89	41	50	91	0,82
Racines	11.382	4,75	9,01	13,76	42	79	121	0,53
Plantes entières . . .	24.368	10,11	15,54	25,65	41	64	105	0,65

TABLEAU XL

Récolte du 6 mai 1929. Feuilles de 8 à 10 jours								
	Substance sèche	Soufre						Rapport du soufre insoluble au soufre soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Feuilles	748	0,82	0,89	1,71	110	119	229	0,92
Tiges	2.472	0,96	0,76	1,72	39	31	70	1,26
Racines	2.367	1,03	1,44	2,47	43	61	104	0,71
Plantes entières	5.587	2,81	3,09	5,90	50	55	105	0,91
<i>Deuxième lot :</i>								
Feuilles	758	0,89	0,82	1,71	117	108	225	1,08
Tiges	2.643	1,17	1,03	2,20	44	39	83	1,13
Racines	2.189	0,96	1,58	2,54	44	72	116	0,61
Plantes entières	5.590	3,02	3,43	6,45	54	61	115	0,88
<i>Troisième lot :</i>								
Feuilles	647	0,89	0,89	1,78	137	137	274	1,00
Tiges	2.523	1,03	1,03	2,06	40	40	80	1,00
Racines	2.037	1,03	1,44	2,47	50	71	121	0,71
Plantes entières	5.207	2,95	3,36	6,31	57	64	121	0,88
<i>Quatrième lot :</i>								
Feuilles	794	1,24	1,03	2,27	156	129	129	1,20
Tiges	2.691	1,31	0,89	2,20	49	33	82	1,47
Racines	2.125	1,10	1,31	2,41	52	62	114	0,84
Plantes entières	5.610	3,65	3,23	6,88	65	57	122	1,13
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Feuilles	2.947	3,84	3,63	7,47	130	123	253	1,06
Tiges	10.329	4,47	3,71	8,18	43	36	79	1,20
Racines	8.718	4,12	5,77	9,89	47	66	113	0,74
Plantes entières	21.994	12,43	13,11	25,54	56	60	116	0,93

TABLEAU XLI

Récolte du 4 juin 1929. Feuilles vertes								
	Substance sèche	Soufre						Rapport du soufre insoluble au soufre soluble
		(quantités absolues)			(dans 100 g. de substance sèche)			
		Insoluble	Soluble	Total	Insoluble	Soluble	Total	
<i>Premier lot de 10 plants :</i>	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	mg.	
Feuilles	1.449	1,37	1,40	2,47	96	77	173	1,24
Tiges.	2.743	1,40	1,03	2,43	40	37	77	1,07
Racines	2.231	0,96	1,44	2,40	43	64	107	0,67
Plantes entières . .	6.393	3,43	3,7	7,00	53	56	109	0,96
<i>Deuxième lot :</i>								
Feuilles	1.355	1,31	1,47	2,48	97	86	183	1,12
Tiges.	2.818	1,40	0,96	2,06	39	34	73	1,15
Racines	2.313	0,96	1,44	2,40	41	62	103	0,67
Plantes entières . .	6.486	3,37	3,57	6,94	52	55	107	0,94
<i>Troisième lot :</i>								
Feuilles	1.781	1,65	1,34	2,96	93	73	166	1,26
Tiges.	2.958	1,47	1,03	2,20	39	35	74	1,13
Racines	2.723	1,24	1,92	3,16	45	70	115	0,64
Plantes entières . .	7.462	4,06	4,26	8,32	54	57	111	0,95
<i>Quatrième lot :</i>								
Feuilles	1.713	1,86	1,54	3,37	108	88	196	1,23
Tiges.	2.759	1,37	1,10	2,47	50	40	90	1,24
Racines	2.542	1,24	1,86	3,10	49	73	122	0,67
Plantes entières . .	7.014	4,47	4,47	8,94	64	64	128	1,00
<i>Ensemble de la récolte :</i>								
Feuilles	6.268	6,19	5,09	11,28	99	81	180	1,22
Tiges.	11.278	4,74	4,12	8,86	42	36	78	1,15
Racines	9.809	4,40	6,66	11,06	45	68	113	0,66
Plantes entières . .	27.355	15,33	15,87	31,20	56	58	114	0,96

TABLEAU RÉCAPITULATIF XLIII

Teneurs de 100 g. de substance sèche en différentes « formes » de soufre.
 Résultats relatifs aux récoltes effectuées de décembre 1928 à juin 1929.
 Chaque récolte comprend 40 jeunes plants de Hêtre.

		2.12.1928		19.1.1929		12.2.1929		8.3.1929		8.4.1929		6.5.1929		4.6.1929	
Fenilles	S. insoluble.														
	S. soluble . . . mg.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	130	99	99	
	S. total . . . mg.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	123	81	81	
Tige	Rapport i/s. . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	253	180	180	
	S. insoluble.	44	44	45	45	45	40	40	41	41	43	406	422	422	
	S. soluble . . . mg.	54	54	57	60	60	54	54	50	50	36	43	42	42	
Racine	S. total . . . mg.	98	98	402	405	405	94	94	91	91	79	420	36	36	
	Rapport i/s. . .	0,81	0,81	0,79	0,74	0,74	0,74	0,74	0,82	0,82	1,20	4,15	78	78	
	S. insoluble.	39	39	42	43	43	39	39	42	42	47	45	45	45	
Ensemble de la tige et de la racine	S. soluble . . . mg.	87	87	77	80	80	80	80	79	79	66	68	68	68	
	S. total . . . mg.	426	426	419	423	423	419	419	421	421	413	413	413	413	
	Rapport i/s. . .	0,45	0,45	0,54	0,54	0,54	0,49	0,49	0,53	0,53	0,71	0,66	0,66	0,66	
Plante entière	S. insoluble	42	42	44	44	44	40	40	41	41	45	43	43	43	
	S. soluble . . . mg.	69	69	66	69	69	66	66	64	64	50	51	51	51	
	S. total . . . mg.	111	111	110	113	113	106	106	105	105	95	94	94	94	
	Rapport i/s. . .	0,60	0,60	0,66	0,64	0,64	0,60	0,60	0,65	0,65	0,91	0,85	0,85	0,85	
	S. insoluble.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	56	56	56	
	S. soluble . . . mg.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	60	60	60	
	Rapport i/s. . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	146	146	146	
		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,95	0,95	0,95	

II. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Pour apprécier les variations réelles éprouvées par les substances sulfurées, aux différentes périodes de développement du Hêtre, nous baserons sur les taux du soufre de chaque organe, en tenant compte des modifications du poids de la substance sèche dans les différentes parties de la plante, aux diverses récoltes successives.

De juin à juillet 1928, la proportion du soufre total augmente faiblement dans les feuilles ; cette augmentation du soufre doit être assez importante, en quantité absolue, puisque la feuille croît jusqu'en juillet ; l'enrichissement de la feuille s'effectue aux dépens des substances sulfurées contenues dans la racine et dans la tige ; on observe, en effet, dans ces deux organes, une diminution du soufre total, d'ailleurs beaucoup plus importante dans la tige que dans la racine. La proportion de soufre total diminue dans la plante entière : en juin 100 g. de substance sèche renferment 157 mg. de soufre et n'en contiennent plus que 150 mg. en juillet. La substance sèche augmente à cette époque dans les trois organes de la plante ; l'absorption des sulfates du sol paraît insuffisante pour maintenir la concentration initiale des tissus en substances sulfurées. Seule, parmi les trois organes, la feuille présente un enrichissement en soufre, vraisemblablement en rapport avec la protéogénèse mise en évidence, à la même époque, dans des feuilles de Hêtre comparables, par R. COMBES et M. PINEY (82).

De juillet à août, la proportion de soufre total diminue fortement dans la plante entière. Il est difficile d'expliquer une telle variation sans admettre que l'absorption des sulfates ait été presque complètement arrêtée. Rappelons que la substance sèche de la plante — plus exactement celle de la tige et de la racine puisque les feuilles ne s'accroissent plus à partir de juillet — augmente de 15 à 20 p. 100 pendant la période que nous considérons. Tandis que la substance sèche augmenterait ainsi dans la tige et la racine, l'absorption des sulfates aurait été très faible ou nulle. Ces deux causes agissant simultanément, expliqueraient la baisse considérable de la propor-

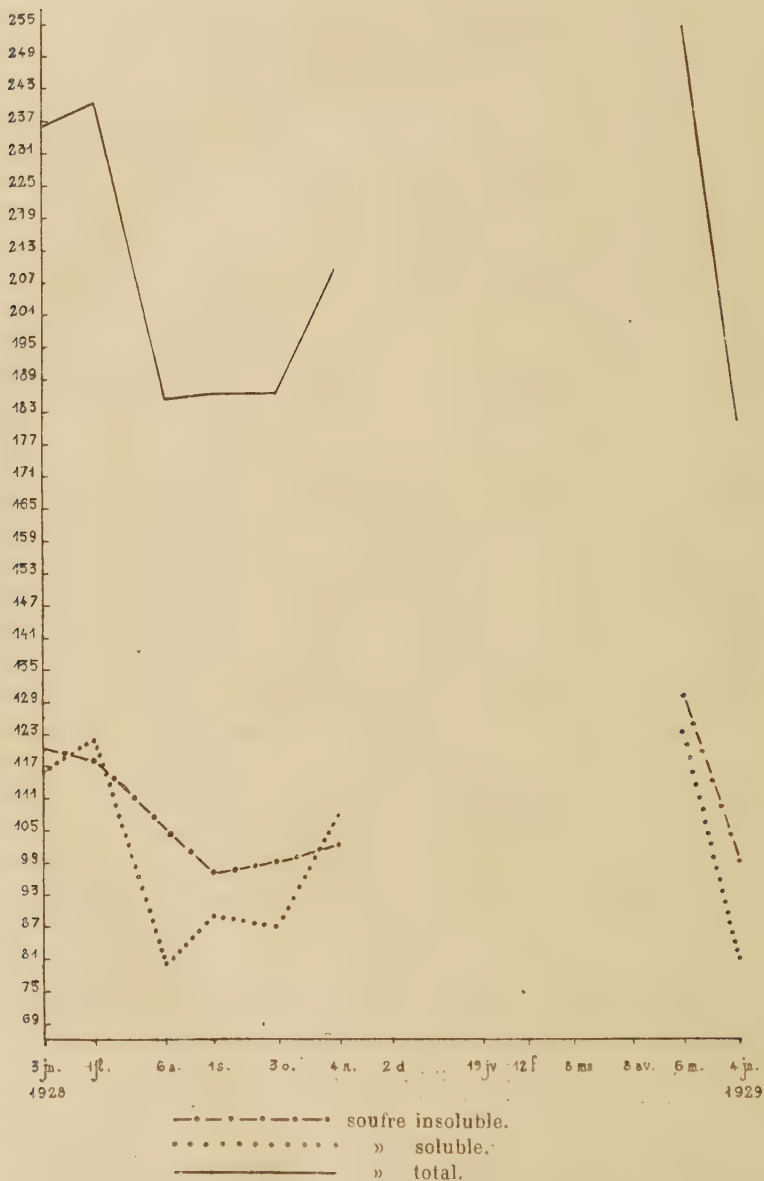


Fig. 8. — Variations du soufre dans les FEUILLES du Hêtre; les quantités de soufre (en mg.), contenues dans 100 g. de substance sèche, sont indiquées en ordonnées.

tion du soufre contenu dans la plante entière. Les résultats d'analyses obtenus pour toutes les récoltes effectuées de juin 1928 à juin 1929, mettent en évidence un fait qui justifierait l'hypothèse d'une déficience de soufre dans le sol où se sont développés les arbustes ; on constate, en effet, que la propor-

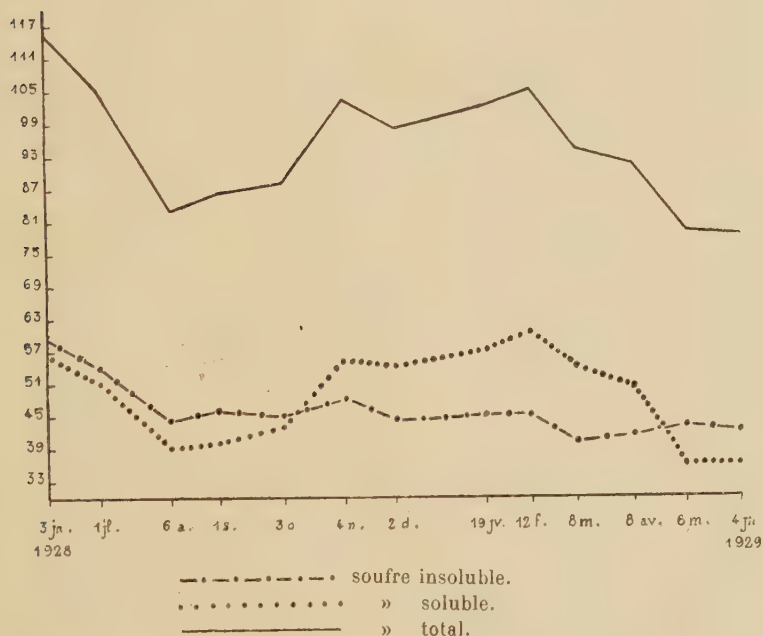


Fig. 9. — Variations du soufre dans la Tige du Hêtre ; les quantités de soufre (en mg.), contenues dans 100 g. de substance sèche, sont indiquées en ordonnées.

tion du soufre contenu dans la plante entière, s'élevant à 157 mg. pour 100 g. de substance sèche en juin 1928, diminue continuellement d'une récolte à la suivante, de sorte qu'en juin 1929, cette proportion ne s'élève plus qu'à 114 mg. ; à ce moment, la plante a perdu plus de 27 p. 100 du soufre qu'elle contenait un an auparavant ; la diminution est régulière, sauf en octobre et en novembre où le taux de soufre augmente légèrement, par suite de la perte de substance sèche éprouvée par la plante à cette époque. L'absorption des sulfates du sol serait

donc insuffisante pour maintenir d'une année à l'autre la richesse initiale des tissus en soufre au fur et à mesure de l'accroissement de la plante. Faut-il admettre que le sol ait été très pauvre en sulfates ou que ceux-ci aient existé sous une

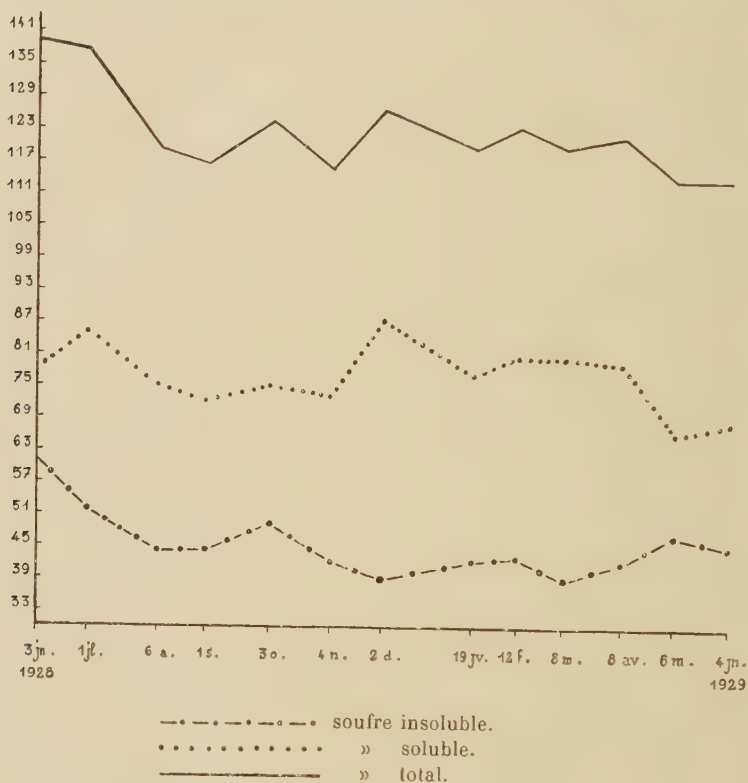


Fig. 10. — Variations du soufre dans la RACINE du Hêtre ; les quantités de soufre (en mg.), contenues dans 100 g. de substance sèche, sont indiquées en ordonnées.

forme non assimilable ? Cette déficience de soufre serait peut-être une des causes qui expliquerait la disparition précoce des jeunes plants de Hêtre qui se développent spontanément sur nos sols forestiers ; dans la forêt de Compiègne, en particulier, il n'est pas rare de rencontrer des stations naturelles comptant parfois plusieurs milliers d'individus âgés de 3 à 5 ans dont on

ne trouve plus trace quelques années plus tard. Ces faits méritent d'être rapprochés des constatations faites récemment par G. BERTRAND et L. SILBERSTEIN (74) ; ces deux auteurs ont dosé le



Fig. 11. — Variations du soufre dans la PLANTE ENTIÈRE (Hêtre) ; les quantités de soufre (en mg.), contenues dans 400 g. de substance sèche, sont indiquées en ordonnées.

soufre sur de nombreux échantillons de sols recueillis dans différentes régions de la France ; ils ont conclu que les terres renferment, en général, des quantités très faibles de soufre dont une partie, même, pourrait ne pas être assimilable.

Dans la période suivante, d'août à novembre, les résultats

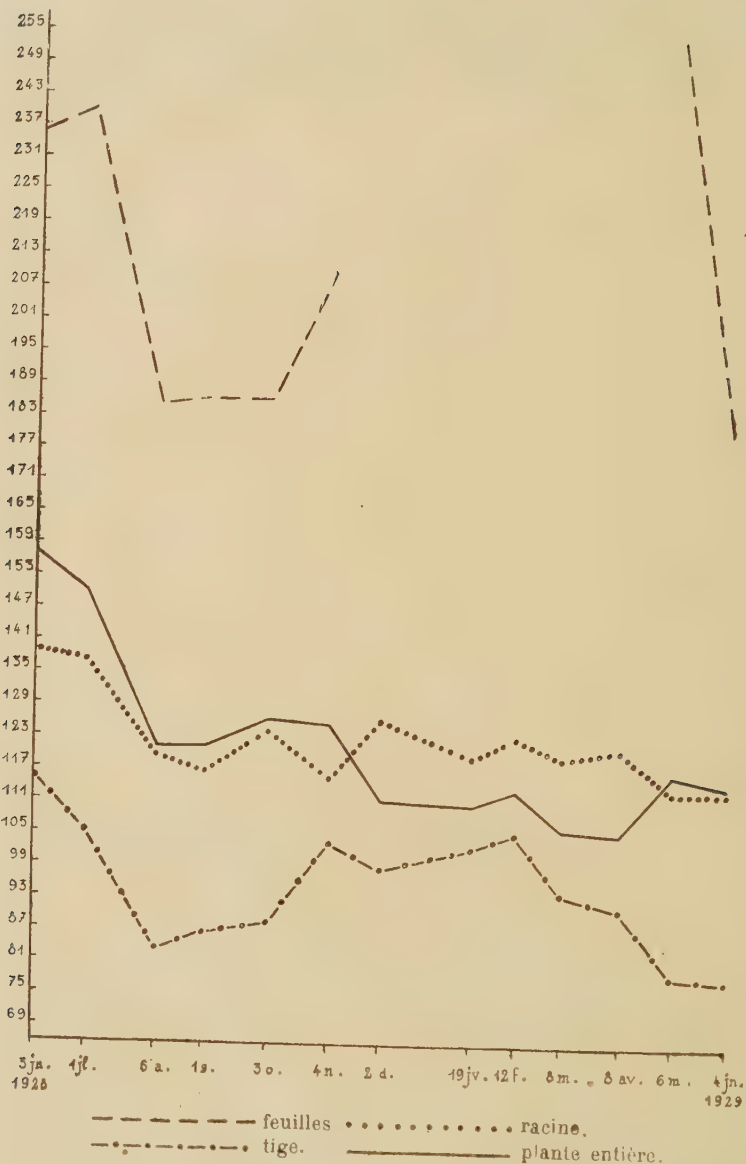


Fig. 12. — Variations du Soufre TOTAL dans les Trois ORGANES du Hêtre et dans la PLANTE ENTIÈRE : les quantités de soufre (en mg.), contenues dans 100 g. de substance sèche, sont indiquées en ordonnées.

sont beaucoup plus faciles à interpréter; la concentration du soufre, dans la plante entière, étant sensiblement la même d'une récolte à l'autre, les échanges qui s'effectuent d'organe à organe sont donc mis en évidence beaucoup plus nettement. D'ailleurs, la proportion de soufre dans la racine ne subit que

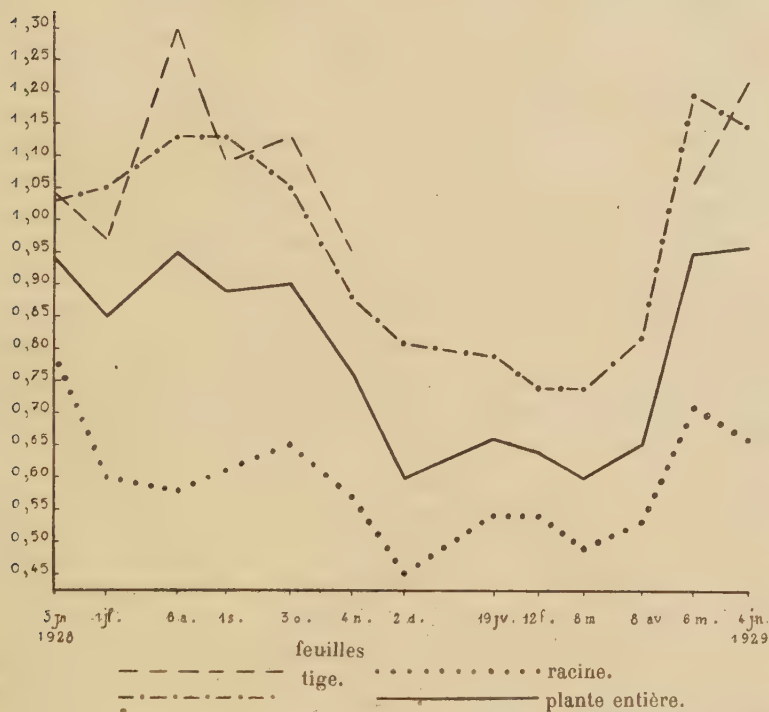


Fig. 13. — Variations du rapport $\frac{\text{soufre insoluble}}{\text{soufre soluble}}$ dans les TROIS ORGANES du Hêtre et dans la PLANTE ENTIÈRE.

de faibles modifications; les variations les plus importantes s'observent dans les feuilles et dans la tige. Le pourcentage des tissus foliaires en soufre total augmente continuellement du mois d'août à la chute des feuilles en novembre; nous observons donc dans les feuilles, au cours du jaunissement, une augmentation de la proportion de soufre, fait qui a été signalé par la plupart des auteurs. Calculons les quantités

absolues de substances sulfurées contenues dans les feuilles aux trois récoltes de septembre, octobre et novembre ; les poids de substance sèche d'une même surface foliaire récoltée le 1^{er} septembre, le 3 octobre et le 4 novembre, sont entre eux, approximativement, comme les nombres : 100, 96,5 et 82. On peut ainsi apprécier les variations absolues des différentes « formes » de soufre, dans les feuilles, de septembre à novembre (nombres entre parenthèses, tableau XLII, colonnes d'octobre et novembre). En quantité absolue, on constate alors que le soufre, contrairement à l'opinion courante, ne s'accumule pas dans les feuilles en voie de jaunissement, qu'il diminue, au contraire, puisque les feuilles de septembre renferment 186 mg. de soufre, celles de novembre 173 mg.. Cette diminution porte d'ailleurs uniquement sur le soufre protéique qui passe de 97 mg. en octobre à 84 mg. en novembre. Au cours du jaunissement des feuilles une partie des substances sulfurées insolubles est donc solubilisée. Pendant que le soufre protéique diminue dans la feuille, on constate que la tige s'enrichit en soufre soluble : en octobre, elle renferme 43 mg. de soufre soluble pour 100 g. de substance sèche, tandis que cette proportion s'élève à 53 mg. en novembre. Il se produit donc une hydrolyse du soufre insoluble et une faible migration vers la tige, des produits solubles issus de l'hydrolyse. Remarquons que la diminution du soufre total observée dans les feuilles est très faible ; la migration des substances sulfurées des feuilles vers la tige est insuffisante pour expliquer l'accumulation de soufre — relativement importante — qui se produit à ce moment dans la tige ; une partie du soufre contenu dans la racine semble venir s'accumuler dans la tige. Enfin, on doit remarquer que la migration du soufre soluble, issu de l'hydrolyse des groupements sulfurés contenus dans les feuilles jaunes, s'effectue moins vite que l'hydrolyse elle-même : la quantité de soufre soluble augmente, en effet, dans les feuilles, d'octobre à novembre.

Pour suivre, d'une manière plus détaillée, les modifications chimiques présentées par les composés sulfurés de la feuille, au cours du jaunissement, nous avons déterminé les variations de la quantité de sulfates, renfermée dans les feuilles, d'octo-

bre à novembre. Deux lots de 20 Hêtres furent récoltés, l'un le 3 octobre, l'autre le 4 novembre. L'ensemble des feuilles, appartenant à chaque lot, après détermination du poids de la substance sèche, est épuisé par l'acide trichloracétique à 10 p. 100. Le filtrat est partagé en deux parties d'égal volume ; l'une est évaporée, puis le résidu est détruit en vue de la détermination du soufre soluble total ; dans l'autre partie, nous avons évalué la quantité de soufre complètement oxydé correspondant aux sulfates, après avoir éliminé la plupart des composés organiques suivant les indications de A. LESURE et A. DUNEZ (35). Les résultats d'analyses (tableau XLIV) permettent d'observer que, d'octobre à novembre, les tissus foliaires se sont enrichis en soufre sulfurique (les quantités absolues sont entre parenthèses) ; ce fait est mis en évidence par la variation du rapport du soufre soluble total au soufre sulfurique, qui, dans les feuilles d'octobre et de novembre, tombe de 2,19 à 1,36. Une partie du soufre insoluble subirait donc une oxydation totale aboutissant à la formation de sulfates.

TABLEAU XLIV

Les feuilles de 20 Hêtres renferment :						
	Substance sèche	Soufre soluble-				Rapport du soufre soluble total au soufre sulfurique
		(en quantités absolues)		(dans 100 g. de subst. sèche)		
		total	sulfurique	total	sulfurique	
		mg.	mg.	mg.	mg.	
Le 3 octobre. . .	3.699	3,58	1,92	97 (94)	52 (43)	2,19
Le 4 novembre .	2.459	2,62	1,92	106 (87)	78 (64)	1,36

En décembre, après la chute des feuilles, la proportion du soufre contenu dans l'ensemble tige et racine diminue faiblement, ce qui montre bien que la migration automnale des substances sulfurées des feuilles vers les tiges, qui aurait dû se poursuivre entre la récolte du 4 novembre et la chute des

feuilles survenue le 20 novembre, peut être considérée comme insignifiante.

De décembre à février, les différentes « formes » du soufre contenu dans la tige et la racine ne subissent aucune variation importante.

En mars, le pourcentage de soufre diminue assez nettement dans l'ensemble de la plante ; 100 g. de substance sèche renferment en février 113 mg. de soufre, en mars 106 mg.. Rappelons qu'à cette époque, la plante s'est au contraire enrichie considérablement en phosphore, phénomène que nous avons attribué à l'action du froid, tandis qu'il ne s'est produit aucune absorption de sulfates.

En mai, dès l'ouverture des bourgeons, une partie du soufre contenu dans la tige et dans la racine émigre vers les jeunes feuilles ; on n'observe cependant aucune diminution de soufre protéique dans ces deux organes, c'est uniquement au soufre soluble que sont empruntées les substances sulfurées qui émigrent vers l'appareil foliaire. C'est la tige qui abandonne le plus de soufre : dans cet organe, en effet, la proportion de soufre soluble diminue, d'avril à mai, de 28 p. 100 environ, tandis que la perte éprouvée par la racine ne dépasse pas 17 p. 100. Il est d'ailleurs impossible d'évaluer exactement la perte en soufre éprouvée par les organes vivaces, au profit des feuilles, car il se produit, au même moment, une absorption de sulfates ; mais la quantité de soufre, réellement empruntée à l'axe et qui diffuse dans les feuilles en mai, ne dépasse certainement pas 20 ou 23 p. 100 de la quantité contenue, en avril, dans la tige et dans la racine.

En juin 1929, dans les feuilles, la richesse en soufre diminue fortement par suite de l'augmentation des glucides. Les taux des différentes « formes » de soufre, dans chacun des trois organes de la plante, sont beaucoup moins élevés qu'en juin 1928 ; la plante entière a perdu environ 28 p. 100 de la quantité de soufre qu'elle contenait à la première récolte.

Ces résultats, comparés à ceux que nous avons exposés, dans le chapitre précédent, à propos du phosphore vont nous permettre les déductions suivantes.

Quelle que soit l'époque de la récolte, remarquons d'abord que les jeunes Hêtres sont beaucoup plus riches en soufre qu'en phosphore. Pendant toute l'année, dans la plante entière, le soufre soluble est toujours plus abondant que le soufre protéique, tandis que — au moins dans la plante feuillée — il y a plus de phosphore protéique que de phosphore soluble. La proportion du soufre contenu dans la plante entière diminue considérablement d'une année à l'autre ; la proportion de phosphore, au contraire, reste assez constante pendant tout le cycle de développement du Hêtre.

Au printemps, une partie des composés phosphorés et sulfurés passent de la tige et de la racine vers l'appareil foliaire en voie de développement. C'est surtout la tige qui fonctionne, à ce moment, comme organe de réserves. Mais il suffit de comparer les teneurs respectives en soufre et en phosphore des différents organes de la plante, en mai, pour constater que l'afflux dans les jeunes feuilles et que le déficit dans l'axe sont bien plus importants pour le phosphore que pour le soufre. Bien que les organes vivaces soient plus riches en soufre qu'en phosphore, ils abandonnent aux jeunes feuilles beaucoup moins de soufre que de phosphore ; celui-ci paraît jouer un rôle prédominant au moment de la multiplication cellulaire des tissus foliaires.

On sait qu'il se produit, au printemps, dans les organes vivaces, une protéolyse active ; au cours de ces phénomènes de simplification, le phosphore insoluble subit une désintégration beaucoup plus profonde que le soufre insoluble : la moitié environ de la quantité de phosphore insoluble contenue dans la tige est solubilisée, puis émigre vers l'appareil foliaire, tandis qu'il ne se produit aucune diminution de soufre insoluble.

La constance de la proportion de soufre que nous avons observée dans les feuilles et la tige, d'août à octobre, nous permet de conclure qu'il ne se produit, pendant l'été, aucune migration de substances sulfurées, des feuilles vers l'axe. Le soufre semble s'accumuler dans les feuilles du Hêtre, au cours du jaunissement, mais cette augmentation n'est qu'apparente ; en réalité, il se produit une faible migration des substances sulfurées des feuilles vers la tige. La migration du soufre des feuilles en voie

de jaunissement vers les organes vivaces est insignifiante par rapport à l'évacuation véritable de l'azote et du phosphore, qu'on observe à cette époque. Il se produit, cependant, dans les tissus foliaires, atteints par le jaunissement, une simplification des composés sulfurés insolubles dont une partie, au moins, est amenée sous forme de sulfates.

Enfin, signalons qu'il se produit dans la tige, à l'automne, un phénomène inverse, bien que moins accusé, de celui que nous avons observé dans le même organe, au moment de la poussée des feuilles. Au printemps, en effet, c'est la tige qui supporte la perte la plus importante en phosphore et en soufre, au profit des jeunes feuilles; inversement, à l'automne, c'est uniquement dans la tige que viennent s'accumuler le phosphore et le soufre. L'augmentation de ces deux éléments est vraisemblablement en rapport avec la protéogénèse qui débute dans la tige à la fin de l'automne et qui se poursuit pendant l'hiver, ainsi que l'ont constaté R. COMBES et M. PINEY.

Remarquons qu'au début de ces phénomènes de synthèse, l'azote et le soufre s'accumulent dans la tige, sous forme soluble, tandis qu'une partie du phosphore prend déjà la forme insoluble; cette augmentation du phosphore insoluble, dans la tige en novembre, viendrait à l'appui de l'une des hypothèses formulée dans le chapitre précédent: le phosphore prendrait une part très active dans les premiers stades de la protéogénèse.

CONCLUSIONS

Les résultats obtenus au cours de ce travail ont été exposés et discutés à la fin de chaque chapitre. Nous nous contenterons de rappeler ici les principaux faits qui ont été mis en évidence concernant d'abord les méthodes de dosage du soufre et du phosphore dans les tissus végétaux, puis les variations de ces deux éléments et celles de l'azote chez les plantes ligneuses à feuilles caduques pendant le développement annuel.

1° Le dosage du soufre dans les tissus végétaux s'effectue correctement, après destruction de la substance par l'acide nitrique.

2° La méthode de COPAUX permet le dosage du phosphore, avec une grande précision, après destruction sulfo-nitrique de la substance végétale.

3° En appliquant aux diverses méthodes de destruction de la substance organique le moyen de contrôle que nous avons proposé, on pourrait connaître exactement la valeur de chacune de ces méthodes.

4° La migration automnale des substances azotées des feuilles vers les tiges, chez les plantes ligneuses vivaces, est un phénomène particulier à la fin de la vie de la feuille. Une véritable évacuation d'azote se déclenche brusquement dès le début du jaunissement et ne cesse qu'à la mort des tissus foliaires : en un temps relativement court de 15 à 20 jours, les 7/10 de la quantité initiale d'azote sont transportés vers les organes vivaces. Il n'y a pas de subordination directe entre la disparition de la chlorophylle et la migration de l'azote ; la plus grande partie des substances azotées qui disparaît est vraisemblablement empruntée à d'autres territoires cellulaires que le chloroplaste.

5° Pendant toute la durée du développement annuel du Hêtre, la proportion de phosphore reste relativement constante dans l'ensemble de la plante; il se produit, entre les différents organes, des migrations qui modifient constamment la teneur de chacun d'eux en phosphore. Au printemps la tige et la racine, fonctionnant comme organes de réserve, abandonnent près de la moitié du phosphore qu'elles contiennent aux feuilles en voie de développement. Il se produit à ce moment, dans ces deux organes, surtout dans la tige, d'importants phénomènes de simplification moléculaire aboutissant à la solubilisation et à la mobilisation vers les feuilles d'une grande partie du phosphore; cet élément paraît jouer un rôle très actif dans la multiplication cellulaire, c'est en effet au moment de leur épanouissement que les feuilles renferment la proportion maximum de phosphore.

Déjà avant que les feuilles n'aient terminé leur croissance, le phosphore diminue dans ces organes et vient s'accumuler dans la tige et dans la racine. Cette migration qui commence à la fin de mai ou au début de juin, se poursuit pendant toute la vie de la feuille et s'exalte à l'époque du jaunissement. A ce moment une grande partie du phosphore insoluble des tissus foliaires est solubilisée et transportée dans la tige. Il s'agit d'une évacuation comparable et simultanée à celle de l'azote. Il se produit, en quelque sorte, entre l'appareil foliaire et les organes vivaces, des échanges inverses, bien que moins importants, de ceux que nous avons observés au printemps : solubilisation et migration du phosphore des feuilles qui vient s'accumuler dans la tige.

6° Au printemps, le soufre entrant dans la composition des tissus de la tige et de la racine, est également mobilisé vers l'appareil foliaire, mais beaucoup moins activement que le phosphore. Les phénomènes de simplification et de solubilisation qui se produisent dans les organes vivaces au moment de la poussée des feuilles, ne paraissent pas intéresser le soufre entrant dans la constitution de la molécule protéique.

Contrairement à ce que nous avons constaté à l'automne, pour l'azote et le phosphore, il n'y a pas de migration nette du

soufre des feuilles en voie de jaunissement vers les organes vivaces. Il se produit, cependant, dans les feuilles du Hêtre, une simplification des composés sulfurés à grosse molécule dont une partie, au moins, est oxydée jusqu'à l'état d'acide sulfurique ; mais nous n'avons pas observé l'accumulation de substances sulfurées signalée par de nombreux auteurs dans les feuilles des plantes ligneuses, au cours du jaunissement.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

A. — DESTRUCTION DE LA SUBSTANCE ORGANIQUE. DOSAGE DU SOUFRE ET DU PHOSPHORE

1. ASBOTH (A.). — Neue Methode zur Bestimmung des Schwefels in organischen Verbindungen. *Chemiker Zeitung*, t. 19, p. 2040, 1895.
2. BARLOW (W. E.). — On the losses of sulphur in charring and in ashing plant substances; and on the accurate determination of sulphur in organic substances. *J. amer. chem. Soc.*, t. 26, p. 341, 1904.
3. BENEDICT (R.). — The estimation of total sulphur in urine. *J. biol. Chem.*, t. 6, p. 363, 1909.
4. BERTHELOT et ANDRÉ. — Sur l'état du soufre et du phosphore dans les plantes, la terre et le terreau, et sur leur dosage. *C. R. Ac. Sc.*, t. 105, p. 1217, 1887.
5. BERTHELOT et ANDRÉ. — Sur les états du soufre dans les plantes, la terre et le terreau, et sur son dosage. *Ann. de Chim. et Phys.*, 6^e sér., t. 15, p. 119, 1888.
6. BERTRAND (G.). — Le dosage du soufre dans le caoutchouc vulcanisé (*Le caoutchouc et la gutta-percha*, 4^e année, p. 1201, 1907).
7. BERTRAND (G.) et SILBERSTEIN (L.). — Sur le dosage du soufre et du phosphore dans les plantes. *Ann. Sc. agron.*, 47^e année, p. 319, 1930.
8. BINDER. — Zur Wasseranalyse. *Zeitschr. f. analyt. Chem.*, t. 26, p. 607, 1887.
9. BRÜGELMANN (G.). — Eine neue, die gleichzeitige quantitative Ermittlung des Chlors gestattende Methode zur Bestimmung von Phosphor und Schwefel in organischen Substanzen. *Zeitschr. f. analyt. Chem.*, t. 15, p. 1, 1876.
10. CARIUS (L.). — Ueber die Elementaranalyse organischer Verbindungen. *Ann. der Chem. u. Pharm.*, t. 116, p. 1, 1860.
11. COPAUX (H.). — Procédé rapide pour doser l'acide phosphorique. *C. R. Ac. Sc.*, t. 173, p. 656, 1921.
12. DEBUS (H.). — Ueber die Bestimmung des Schwefels in flüchtigen organischen Verbindungen. *Ann. der Chem. u. Pharm.*, t. 76, p. 88, 1850.
13. DENNSTEDT (M.). — *Anleitung zur vereinfachten Elementaranalyse*, etc., 2^e édit., Hambourg, 1906.
14. ECHEVIN (R.) et CRÉPIN (A.). — Le dosage du soufre et du phosphore dans les tissus végétaux. *Bull. Soc. Chim. biol.*, t. 10, p. 1248, 1928.
15. EDINGER (A.). — Ueber die Bestimmung des Schwefels und des Chlors mittelst Natriumsuperoxyds. *Zeitschr. f. analyt. Chem.*, t. 34, p. 362, 1895.
16. FAHLBERG (C.) et ILES (W.). — Eine neue Methode zur quantitativen

- Bestimmung von Schwefel. *Ber. d. d. chem. Gesell.*, t. 11, p. 1187, 1878.
17. FLEURENT (E.) et LEVI (P.). — Sur le mécanisme de la disparition partielle du phosphore dans la calcination des matières organiques et sur une méthode de détermination des cendres de ces matières. *Bull. Soc. Chim.*, sér. 4, t. 9, p. 379, 1911.
 18. FOLLIN (O.). — On sulphate and sulphur determination. *J. biol. Chem.*, t. 1, p. 131, 1906.
 19. FRAPS (G. S.). — The determination of sulphur in plants. *J. amer. chem. Soc.*, t. 24, p. 346, 1902.
 20. FRESSENIUS. — *Traité d'analyse quantitative*, 8^e édit. fr., t. 1, p. 898, 1909 et *J. f. prakt. Chem.*, t. 18, p. 128, 1839.
 21. GAROLA. — *Congrès international de chimie appliquée*, 2^e vol., p. 161, 1896.
 22. GILL (F. W.) et GRINDLEY (H. S.). — The determination of total sulphur in urine. *J. amer. chem. Soc.*, t. 31, p. 52, 1909.
 23. GINTL (W. F.). — Zur Elementaranalyse. *Zeitschr. f. analyt. Chem.*, t. 7, p. 302, 1868.
 24. GUNNING. — *Zeitschr. f. analyt. Chem.*, t. 7, p. 480, 1868.
 25. HAMMARSTEN. — Ueber den Gehalt des Caseins an Schwefel und über die Bestimmung des Schwefels in Proteinsubstanzen. *Zeitschr. f. physiol. Chem.*, t. 9, p. 273, 1883.
 26. HENNINGER. — *Zeitschr. f. analyt. Chem.*, t. 34, p. 362, 1895; *Chemiker Zeitung*, t. 19, p. 2041, 1895.
 27. HENRIQUES (R.). — Beiträge zur analytischen Untersuchung von Kautschukwaaren. *Chemiker Zeitung*, t. 16, p. 1593-1623-1644, 1892.
 28. HENRIQUES (R.). — Bestimmung von Schwefel in organischen Substanzen. *Chemiker Zeitung*, t. 23, p. 869, 1899.
 29. HINGLAIS (M.). — Contribution à l'étude de la répartition du phosphore dans les organes de divers vertébrés. *Thèse*, Paris, Declume, 1928.
 30. HÖLAND. — Die Bestimmung des Schwefels in flüssigen organischen Substanzen. *Chemiker Zeitung*, t. 17, p. 99, 1893.
 31. JOULIE (H.). — Sur la composition et les exigences des céréales. *Le Monit. scient.* (Quesneville), 38^e année, 4^e sér., t. 8, 2^e part., p. 649, 1894.
 32. KOLBE. — Supplém. *Z. Handwörterbuch der Chemie*, 1^{re} éd., p. 205.
 33. DE KONINCK et NIHOUL. — Dosage du soufre dans les matières organiques. *Monit. scientif.*, t. 4, sér. 8, p. 504, 1894.
 34. KONSCHEGG (A.). — Zur Bestimmung des Gesamtschwefels im Harne. *Pflüger's Arch. f. die gesamte Physiologie*, t. 123, p. 274, 1908.
 35. LESURE (A.) et DUNEZ (A.). — Dosage du soufre dans le sérum sanguin et dans les produits organiques. *J. Pharm. et Chim.*, 8^e sér., t. 10, p. 433, 1929.
 36. LIEBEN. — Ueber eine Fehlerquelle bei chemischen Operationen in Folge Verwendung von Gasflammen. *Monatshefte f. Chem.*, t. 13, p. 286, 1892.
 37. LIEBIG. — Voir FRESSENIUS, *Traité d'analyse chimique quantitative*, 8^e éd. fr., t. 1, p. 898, 1909.
 38. LÖWIG. — Bestimmung des Schwefels in organischen Verbindungen. *J. f. prakt. Chem.*, t. 18, p. 128, 1839.
 39. MESSINGER. — *Ber. d. d. chem. Gesell.*, t. 21, p. 2914, 1888.

40. MEYER (E. von). — Ueber eine Fehlerquelle bei Schwefelsäure-Bestimmungen. *J. f. prakt. Chem.*, t. 42, p. 270, 1890.
41. MIXTER (W. G.). — *Zeitschr. f. analyt. Chem.*, t. 12, p. 212, 1873.
42. OTTO. — *Zeitschr. f. analyt. Chem.*, t. 7, p. 117, 1868.
43. PEARSON (A. H.). — *Zeitschr. f. analyt. Chem.*, t. 9, p. 271, 1870.
44. PIRIA. — *Lezioni di chimica organica*.
45. POSTERNAK (S.). — Sur le dosage de petites quantités d'acide phosphorique à l'état de phosphomolybdate de baryum en présence et en l'absence de phosphore en combinaison organique. *Bull. Soc. Chim.*, 4^e sér., t. 27, p. 507 et 564, 1920.
46. PRICE. — *Zeitschr. f. analyt. Chem.*, t. 3, p. 483, 1864.
47. RIVOT, BEUDAN et DAGUIN. — Sur l'emploi du chlore dans les analyses. *C. R. Ac. Sc.*, t. 37, p. 835, 1853.
48. ROCHE (J.). — Recherches sur la précipitation du phosphore à l'état de phosphomolybdate de strychnine (Méthode d'Embden). Applications au microdosage des diverses « formes » de phosphore du sang et du phosphore combiné dans les substances organiques sèches ou en solution. *Bull. Soc. Chim. biol.*, t. 10, p. 1061, 1928.
49. RULING (E.). — Bestimmung des Schwefels in den Schwefel — und Stickstoffhaltigen Bestandtheilen des Pflanzen — und Thierorganismus. *Ann. der Chem. u. Pharm.*, t. 58, p. 301, 1846.
50. RUPP (E.). — Zur Schwefelbestimmung nach CARIUS. *Chemiker Zeitung*, t. 32, p. 984, 1908.
51. RUSSEL (W. J.). — On a new method of estimating sulfur. *J. of chem. Soc.*, t. 7, p. 212, 1854.
52. SADTLER (S. S.). — Inner crucible method for determining sulphur and halogens in organic substances. *J. amer. chem. Soc.*, t. 27, p. 1188, 1905.
53. SAUER (A.). — Eine Schwefelbestimmungsmethode von allgemeiner Anwendbarkeit. *Zeitschr. f. analyt. Chem.*, t. 12, p. 32, 1873.
54. SCHREIBER (H.). — The determination of total sulphur in organic matter. *J. amer. chem. Soc.*, t. 32, p. 977, 1910.
55. SILBERSTEIN (L.). — Contribution à l'étude du soufre dans le sol et chez les végétaux. *Thèse*, Paris, Jouve, 1928.
56. STOCKHOLM et KOCH. — A quantitative method for the determination of total sulphur in biological material. *J. amer. chem. Soc.*, t. 45, p. 1933, 1923.
57. SUTU (Z.). — Recherches sur deux méthodes de dosage de l'acide phosphorique. Application à l'étude des glycérophosphates et du phosphore organique urinaire. *Thèse*, Paris, Press. mod., 1926.
58. VAN'T KRUY (M. J.). — Die quantitative Bestimmung von Baryumsulfat neben Substanzen, welche das Resultat beeinflussen. *Zeitschr. f. analyt. Chem.*, t. 49, p. 393, 1910.
59. VERDEIL (F.). — Schwefelbestimmung einiger organischen Körper. *Ann. der Chem. u. Pharm.*, t. 58, p. 317, 1846.
60. VLADESCO (R.). — Adaptation de la méthode de CORAUX au dosage des phosphates urinaires. *C. R. Soc. biol.*, t. 2, p. 514, 1924.
61. VOLHARD. — Die Anwendung des Schwefelcyanammoniums in der Massanalyse. *Ann. der Chem. u. Pharm.*, t. 190, p. 40, 1877-78.
62. WALTHER. — Schwefelgehalt des Caseins. *Ann. der Chem. u. Pharm.*, t. 58, p. 315, 1846.

63. WARREN (C.-M.). — Ueber ein neues Verfahren zur Bestimmung des Schwefels in organischen Verbindungen durch Verbrennen mit Sauerstoffgas und Bleihyperoxyd. *Zeitschr. f. analyt. Chem.*, t. 5, p. 169, 1866.
64. WARUNIS (T. S.). — Über die Bestimmung des Schwefels in nichtelektrolysen durch ein Schmelzverfahren. *Ber. d. d. Chem. Gesell.*, t. 43, p. 2975, 1910.
65. WEIDENBUSCH (H.). — Ueber die Analyse des Fisch- und Hühnerfleischalbumins und eine neue Bestimmungsmethode des Schwefels. *Ann. der Chem. u. Pharm.*, t. 61, p. 370, 1847.
66. ZULKOWSKY et LEPÉZ. — *Zeitschr. f. analyt. Chem.*, t. 24, p. 605, 1885.

B. — L'AZOTE ET LES MATIÈRES MINÉRALES CHEZ LES PLANTES SUPÉRIEURES

67. ANDRÉ (G.). — Sur les phénomènes de migration chez les plantes ligneuses. *C. R. Ac. Sc.*, t. 134, p. 1514, 1902.
68. ANDRÉ (G.). — Sur l'élaboration de la matière azotée dans les feuilles des plantes vivaces. *C. R. Ac. Sc.*, t. 148, p. 1685, 1909.
69. ANDRÉ (G.). — Sur l'élaboration des matières phosphorées et des substances salines dans les feuilles des plantes vivaces. *C. R. Ac. Sc.*, t. 149, p. 45, 1909.
70. ANDRÉ (G.). — Sur le développement du bourgeon chez une plante vivace (Châtaignier commun). *C. R. Ac. Sc.*, t. 158, p. 1517, 1914.
71. BAUER (H.). — Stoffbildung und Stoffaufnahme in jungen Nadelhölzern. (Eine forstchemische Untersuchung). *Naturwissenschaftl. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtschaft*, 8^e année, p. 457, 1910.
72. BAUER (H.). — Stoffbildung und Stoffaufnahme in jungen Laubhölzern. *Naturwissenschaftl. Zeitschr. f. Forst und Landwirtschaft*, 9^e année, p. 409, 1911.
73. BAUER (H.). — Zur Periodizität der Stoffbildung und Nährstoffaufnahme in jungen Laubhölzern. *Naturwissenschaftl. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtschaft*, 10^e année, p. 188, 1912.
74. BERTRAND (G.) et SILBERSTEIN (L.). — Importance relative du soufre et du phosphore dans la nutrition des plantes. *Ann. Sc. Agr.*, 47^e année, fasc. 3, p. 324, 1930.
75. COMBES (R.). — Les opinions actuelles sur les phénomènes physiologiques qui accompagnent la chute des feuilles. *Rev. gén. de Bot.*, t. 23, p. 129, 1911.
76. COMBES (R.). — Migration des substances azotées pendant le jaunissement des feuilles des arbres. *Bull. Soc. bot.*, t. 71, p. 43, 1924.
77. COMBES (R.). — Migration des substances azotées des feuilles vers les tiges et les racines des arbres au cours du jaunissement automnal. *Rev. gén. de Bot.*, t. 38-39, p. 430-510-563 632-673, 1926.
78. COMBES (R.). — Absorption et migrations de l'azote chez les plantes ligneuses. *Ann. de Physiol. et de Physicochim. biol.*, t. 3, p. 333, 1927.
79. COMBES (R.). — Étude critique de la méthode de Sachs appliquée à la mesure des migrations de substances. *C. R. Ac. Sc.*, t. 187, p. 666, 1928.
80. COMBES (R.). — Influence des traumatismes sur les migrations de substances chez les végétaux. *C. R. Ac. Sc.*, t. 187, p. 993, 1928.
81. COMBES (R.) et ECHEYIN (R.). — Vitesse de la migration automnale des

- substances azotées des feuilles vers les tiges chez les plantes ligneuses. *C. R. Ac. Sc.*, t. 183, p. 1060, 1927.
82. COMBES (R.) et PINEY (M.). — Protéolyse et Protéogénèse chez les plantes ligneuses au début de la période active de végétation. *C. R. Ac. Sc.*, t. 188, p. 79, 1929.
83. COMBES (R.) et PINEY (M.). — Protéolyse et protéogénèse chez les plantes ligneuses au cours de l'été et de l'automne. *C. R. Ac. Sc.*, t. 189, p. 942, 1929.
84. COUNCLER (C.). — Aschengehalt der Blätter in Wasserkultur gewachsener Bäumchen, verglichen mit demjenigen auf festem Boden erwachsener. *Landw. Versuchsstat.*, t. 29, p. 241, 1883.
85. DETMER. — *Lehrbuch der Pflanzenphysiologie*, p. 60, 1880.
86. DULK (L.). — Untersuchung der Buchenblätter in ihren verschiedenen Wachstumszeiten. *Landw. Versuchsstat.*, t. 18, p. 188, 1873.
87. EBERMAYER (E.). — *Die gesamte Lehre der Waldstreü*. Berlin, 1876.
88. ECHEVIN (R.). — Variations de la matière minérale des feuilles au cours du jaunissement automnal. *Rev. gén. de Bot.*, t. 39, p. 403-488, 1927.
89. FLICHE (P.) et GRANDEAU (L.). — Recherches chimiques sur la composition des feuilles, modifications résultant de l'âge et de l'espèce. *Ann. de Chim. et Phys.*, t. 8, sér. 5, p. 486, 1876.
90. FRANK. — *Lehrbuch der Pflanzenphysiologie*, p. 202, 1890.
91. FRUWIRTH (C.) et ZIELSTORFF (W.). — Die herbstliche Rückwanderung von Stoffen bei der Hopfenpflanze. *Landw. Versuchsstat.*, t. 55, p. 9, 1901.
92. GARREAU (L.). — Recherches sur la distribution des matières minérales fixes dans les divers organes des plantes. *Ann. des Sc. nat., Bot.*, 4^e sér., t. 13-14, p. 143, 1860.
93. GOUWENTAK (C. A.). — *Untersuchungen über den N-Stoffwechsel bei Helianthus annuus L.*, Amsterdam, J. H. de Bussy, 1929.
94. HANAMANN (J.). — Ueber Stangen- und Drathopfen und über die Rückwanderung von Pflanzennährstoffen im Herbst aus den nicht abgeschnittenen Ranken und Blättern in die Wurzeln. *Allg. Brauer- und Hopfen-Zeit.*, p. 699, 1887.
95. KÖHLER (S.). — Sur les composés phosphorés des plantes. I. La solubilité et la répartition des composés phosphorés contenus dans les semences. *Bull. Ac. Polon. Sc. et Let.*, sér. B, p. 707, 1926.
96. KÖHLER (S.). — Sur les composés phosphorés des plantes. V. La solubilité des composés phosphorés des embryons de seigle. *Bull. Ac. Polon. Sc. et Let.*, sér. B, p. 237, 1929.
97. KOSUTANY (T.). — Untersuchungen über die Entstehung des Pflanzen-eiweisses. *Landw. Versuchsstat.*, t. 48, p. 13, 1897.
98. KRAUS (G.). — Einige Bemerkungen über die Erscheinung der Sommer, Dürre unserer Baum- und Strauchblätter. *Bot. Zeit.*, t. 31, nos 26-27, p. 401-417, 1873.
99. LECLERC DU SABLON. — Recherches physiologiques sur les matières de réserves des arbres. *Rev. gén. de Bot.*, t. 16, p. 341-387, 1904.
100. LINDENBAUM (S.). — Sur les composés phosphorés des plantes. III. Sur la solubilité des composés phosphorés de la farine d'avoine et sur la faculté de l'acide phytique de se combiner avec les substances protéiques qu'elle contient. *Bull. Ac. Polon. Sc. et Let.*, sér. B, p. 1041, 1926.

101. MEYER (A.). — Eiweiss-stoffwechsel und Vergilben der Laubblätter von *Tropæolum majus*. *Flora*, t. 111, p. 85, 1918.
102. MINKOWSKA (S.). — Sur les composés phosphorés des plantes. II. De la solubilité des composés phosphorés de la farine d'orge. *Bull. Ac. Polon. Sc. et Let.*, sér. B, p. 1007, 1926.
103. MOHR (J.). — Gepflückter und am Stamm getrockneter Tabak. *Landw. Versuchsstat.*, t. 59, p. 253, 1904.
104. MOLISCH (H.). — *Zeitschr. f. Bot.*, t. 8, 1916. *Sitzungsber. k. Ak. d. Wiss.*, Vienne, t. 127, 1918.
105. MOLLIARD (M.). — Recherches physiologiques sur les galles. *Rev. gén. de Bot.*, t. 25, p. 353, 1913.
106. MOTHES (K. von). — Ein Beitrag zur Kenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen (Unter Ausschluss des Keimlingsstadiums und unter besonderer Berücksichtigung der Säureamide). *Planta*, t. 1, p. 472, 1926.
107. MOTHES (K. von). — Pflanzenphysiologische Untersuchungen über die Alkaloide. I. Das Nikotin im Stoffwechsel der Tabakpflanze. *Planta*, t. 5, p. 563, 1928.
108. NOBBE (F.), HAHNLEIN et COUNCLER. — Beiträge zur Biologie der Schwarz-erle. *Tharand. Forstl. Jahrb.*, t. 30, p. 17, 1860.
109. OTTO (R.) et KOOPER (W.). — Beiträge zur Abnahme bzw. Rückwan-derung der Stickstoffverbindungen aus den Blättern während der Nacht, sowie zur herbstlichen Rückwanderung von Stickstoffverbindungen aus den Blättern. *Landw. Jahrb.*, t. 39, p. 167, 1910.
110. PASZLER (J.). — Ueber Futterwert und Gerbstoffgehalt des Laubes, der Triebe und schwächsten Zweige der Eiche während der verschiedenen Monate. *Tharand. Forstl. Jahrb.*, t. 14, p. 172, 1891.
111. PINEY (M.). — Variations qualitatives et quantitatives des substances azotées chez une plante ligneuse au début de la période de végétation. *Rev. gén. de Bot.*, t. 41, p. 65, 1929.
112. RAMANN (E.). — Wandern die Nährstoffe beim Absterben der Blätter? *Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen*, t. 30, p. 157, 1898.
113. RAMANN (E.). — Die Wanderungen der Mineralstoffe beim herbstlichen absterbender Blätter. *Landw. Versuchsstat.*, t. 76, p. 157, 1912.
114. RAMANN (E.) et BAUER (H.). — Trockensubstanz, Stickstoff und Mine-ralstoffe von Baumarten während einer Vegetationsperiode. *Jahrbuch f. wissenschaftl. Bot.*, t. 50, p. 67, 1912.
115. REINKE. — *Lehrbuch der allgemeinen Botanik*, p. 479, 1880.
116. RICHTER (L.). — Mineralstoffgehalt der Obstbaum-blätter in verschie- denen Wachstumszeiten. Gehalt der Blattknospen verglichen mit demje- nigen der Blütenknospen. Beitrag zur Frage der herbstlichen Entleerung der Blätter. *Landw. Versuchsstat.*, t. 73, p. 457, 1910.
117. RIPPEL (A.). — Beitrag zur Kenntnis des Verhaltens der Aschebestand- teile und des Stickstoffs im herbstlich vergilbenden Laubblatt. *Jahresber. d. Vereinig. f. angew. Bot.*, t. 16, p. 123, 1918.
118. RIPPEL (A.). — Untersuchungen über die Mobilisation der Aschebe- standteile und des Stickstoffs in Zweigen beim frühjarlichen Austreiben. *Bioch. Zeitschr.*, t. 113, p. 125, 1921.
119. RIPPEL (A.). — Die Frage der Eiweisswanderung beim herbstlichen Vergilben der Laubblätter. *Biolog. Zentralbl.*, t. 41, p. 508, 1921.

120. RISZMÜLLER (L.). — Ueber die Stoffwanderung in der Pflanze. *Landw. Versuchsstat.*, t. 17, p. 17, 1874.
121. RYWOSCH (S.). — Zur Stoffwanderung in Chlorophyllgewebe. *Bot. Zeit.*, t. 66, p. 123, 1908.
122. SACHS (J.). — Beiträge zur Physiologie des Chlorophylls. *Flora*, p. 200, 1863.
123. SAPOSCHNIKOFF (W.). — Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, t. 8, p. 233, 1903.
124. SATTLER (H.). — Beiträge zur Kenntnis des N-Stoffwechsels wintergrüner Pflanzen. *Planta*, t. 9, p. 315, 1930.
125. SCHROEDER (G.). — Beiträge zur Kenntnis des Mineralstoffgehaltes der Streumaterialien. *Tharand. Forstl. Jahrb.*, t. 25, p. 29, 1875.
126. SCHULZE (B.) et SCHÜTZ (J.). — Die Stoffwandlungen in den Laubblättern des Baumes, insbesondere in ihren Beziehungen zum herbstlichen Blattfall. *Landw. Versuchsstat.*, t. 71, p. 299, 1909.
127. SCHUMACHER (W.). — Ueber die Beziehungen zwischen Eiweissgehalt und Chloroplastengröße in den Blättern von *Pelargonium zonale*. *Jahrbuch f. wiss. Bot.*, t. 70, p. 389, 1929.
128. SESSL (J.). — Wanderung und Rückwanderung des Stickstoffes und der wichtigsten Aschenbestandteile im Blatt und Stengel von *Polygonum sachalinense*. *Zeitschr. für d. Landwirtsch. Versuchswesen in Österreich*, t. 7, p. 39, 1904.
129. SEREX (P.). — The plant food materials in the leaves of forest trees. *J. am. chem. Soc.*, t. 39, p. 1286, 1917.
130. SMIRNOW (A.-I.), ERYGIN (I.-S.), DRBOGLAW (M.-A.) et MASCHKOWZEW (M.-Th.). — Über die biochemischen Eigentümlichkeiten des Alterns der Laubblätter. *Planta*, t. 6, p. 687, 1928.
131. SORAUER (P.). — Zur anatomischen Analyse der durch saure Gase beschädigten Pflanzen. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, t. 21, p. 526, 1903.
132. STAFFEL (E.). — Ueber die Menge der unorganischen Bestandteile in den gleichen Organen ein und derselben Pflanze (der Rosskastanie und des Walnussbaumes) während verschiedener Vegetationsperioden. *Archiv. f. Pharm.*, 2^e sér., t. 64, p. 1-129, 1850.
133. STAHL (E.). — *Zur Biologie des Chlorophylls*. G. Fischer, Iena, p. 143-144, 1909.
134. SWART (N.). — *Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern*. Iena, G. Fischer, 1914.
135. THOMAS (W.). — Nitrogenous metabolism of *Pyrus Malus* L. — III. The partition of nitrogen in the leaves, one and two year branch growth and non bearing spurs throughout a year's cycle. *Plant Physiol.*, t. 2, p. 109, 1927.
136. TIEGS (E.). — Ueber den Schwefelgehalt der Blätter. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, t. 48, p. 58, 1930.
137. TUCKER (G.) et TOLLENS (B.). — Ueber den Gehalt der Platanenblätter an Nährstoffen und die Wanderung dieser Nährstoffe beim Wachsen und Absterben der Blätter. *J. f. Landw.*, t. 48, p. 39, 1900.
138. ULLRICH (H.). — Die Rolle der Chloroplasten bei der Eiweissbildung in den grünen Pflanzen. *Zeitschr. f. Bot.*, t. 16, p. 513, 1924.
139. VORBRODT (W.). — Sur les composés phosphorés des plantes. IV. Sur

- les composés phosphorés du mycélium de l'Aspergille (*Aspergillus niger*). *Bull. Ac. Polon. Sc. et Let.*, sér. B, p. 1099, 1926.
140. WALTER (H.). — Die osmotische Werte und die Kälteschäden unserer wintergrünen Pflanzen während der Winterperiode 1929. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, t. 47, p. 338, 1929.
141. WEBER (R.). — Ein Beitrag zur Lärchenfrage. *Allg. Forst-und Jagd-Zeit.*, t. 49, p. 367, 1873.
142. WEHMER (C.). — Zur Frage nach der Entleerung absterbender Organe, insbesondere der Laubblätter. *Landw. Jahrb.*, t. 10, p. 152, 1892.
143. ZÖLLER (Ph.). — Untersuchung von Buchenblättern in ihren verschiedenen Wachstumszeiten. *Landw. Versuchsstat.*, t. 6, p. 231, 1864.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Géologie. — Bordure secondaire du Massif ardennais.

Physiologie. — Le soufre dans les protéines animales.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 13 avril 1931.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
C. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Paris, le 13 avril 1931.

Le Recteur de l'Académie de Paris.
S. CHARLÉTY.

